

**FUNKTIONELLE MORPHOLOGIE
DER EICHELORGANE
VON ENTEROPNEUSTEN**

Inaugural-Dissertation
zur

Erlangung der Doktorwürde des Fachbereichs Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Ute Wilke
aus Waldenburg

1976

**FUNKTIONELLE MORPHOLOGIE
DER EICHELORGANE
VON ENTEROPNEUSTEN**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde des Fachbereichs Biologie
der Freien Universität Berlin



vorgelegt von
Ute Wilke
aus Waldenburg

1976

Berichterstatter: Prof. Kümmel
Prof. Dr. Wachmann

Tag der mündlichen Prüfung: 8.7.1976
Tag der Promotion: 8.7.1976



I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

T E I L I (T E X T T E I L)

1. VORWORT	6
2. EINLEITUNG	8
3. MATERIAL UND METHODEN	9
<u>3.1 Vorkommen und Beschaffung</u> <u>der Tiere</u>	9
<u>3.2 Beobachtungen an lebenden</u> <u>Tieren</u>	10
<u>3.2.1 Phagocytoseaktivität</u>	10
<u>3.2.2 Adaptation an veränderte osmotische Bedingun-</u> <u>gen</u>	10
<u>3.2.3 Volumenregulation</u>	10
<u>3.3 Lichtmikroskopie</u>	11
<u>3.4 Elektronenmikroskopie</u>	11
<u>3.4.1 Transmissionselektronenmikroskopie</u>	11
<u>3.4.2 Rasterelektronenmikroskopie</u>	14
<u>3.5 Injektionen</u>	14
4. ERGEBNISSE	17
<u>4.1 Der Aufbau der Eichel</u>	17
<u>4.2 Histologie der Eichelorga-</u> <u>ne</u>	19
<u>4.2.1 Das Eichelskelett</u>	19
<u>4.2.2 Der Eicheldarm</u>	20
<u>4.2.3 Das Perikardialvesikel</u>	20
<u>4.2.4 Die Zentrallakupe</u>	21
<u>4.2.5 Der Glomerulus</u>	22
<u>4.3 Rasterelektronenmikrosko-</u> <u>pie</u>	23
<u>4.3.1 Der Glomerulus</u>	23
<u>4.4 Transmissionselektronen-</u> <u>mikroskopie</u>	24
<u>4.4.1 Das Eichelskelett und die Basalmembranen</u>	24
<u>4.4.2 Die Muskelzellen des Körpers und des Perikar-</u> <u>dialvesikels</u>	26

4.4.3	<u>Die Cölomocyten</u>	27
4.4.4	<u>Die Blutzellen</u>	28
4.4.5	<u>Der Eicheldarm</u>	30
4.4.6	<u>Der Eichelglomerulus</u>	32
4.4.6.1	Die Basalmembranen	32
4.4.6.2	Die Glomerulusepithelzellen	33
4.4.6.3	Die Hüllzellen	39
4.4.7	<u>Die Cölomepithelien</u>	40
4.5	<u>Lebendbeobachtungen</u>	43
4.5.1	<u>Adaptation an verringerte Osmolarität</u>	43
4.5.2	<u>Volumenregulation</u>	44
4.5.3	<u>Phagocytoseaktivität</u>	45
4.5.4	<u>Filtration von Lissamingrün</u>	45
5.	BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE: DIE EICHEL ALS EXKRETIONSOR- GAN	47
5.1	<u>Exkretionsvorgänge in der Eichel: Beobachtungen, Voraussetzungen und Bedin- gungen</u>	47
5.2	<u>Zur Feinstruktur der Eichel- organe</u>	58
5.2.1	<u>Die druckerzeugenden Organe</u>	58
5.2.1.1	Die Zentrallakune und das Blut	58
5.2.1.2	Das Perikardialvesikel	60
5.2.1.3	Der Eicheldarm	62
5.2.2	<u>Die Filtrationsorgane</u>	65
5.2.2.1	Der Glomerulus	65
5.2.3	<u>Die reabsorbierenden Organe</u>	82
5.3	<u>Schlußbetrachtung</u>	88
6.	ZU DEN VERWANDTSCHAFTSBEZIE- HUNGEN DER ENTEROPNEUSTEN	89
6.1	<u>Zur Homologie von Eichelcö- lom und Axialkomplex</u>	89
6.2	<u>Zu weiteren Homologien zwi- schen Echinodermen, Entero- pneusten und Chordaten</u>	94

6.2.1 Die Cöloilverhältnisse	93
6.2.2 Der Eichelclarm	93
6.2.3 Das Nervensystem	98
6.2.4 Der Kiemendarm	100
6.3 Schlulßfolgerungen	100
7. ZUSAMMENFASSUNG	102
8. SYSTEMATISCHER ÜBERBLICK . .	106
9. LITERATURVERZEICHNIS	107

TEIL II (ABBILDUNGSTEIL)

1. AUF DEN ABBILDUNGEN VERWENDETE ABKÜRZUNGEN	2
2. DER EICHELGLOMERULUS	4
3. DER EICHELCLARM UND DAS PERIKARDIALVESIKEL	32
4. DIE EICHEL CÖLOMEPI THELIEN .	39
5. TABELLE UND KURVEN ZUR VOLUMENREGULATION	45



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549013_0013

1. VORWORT

Die Branchiotremen sind ein sehr kleiner Tierstamm mit etwa 80 Arten, von denen 20 zu der Klasse der Pterobranchier und 60¹⁾ zu der Klasse der Enteropneusten gehören²⁾.

Die Enteropneusten zeigen weder große Formenmannigfaltigkeit, noch sind sie durch Individuenreichtum ausgezeichnet. Wirtschaftliche Bedeutung kommt den Enteropneusten nicht zu. Auch sind sie dem Laien selten bekannt, da sie entweder Böden tiefer Meeresregionen bewohnen, klein und unscheinbar sind (z.B. *Glossobalanus minutus* KOWALEWSKI), oder auffallende Wattbewohner wie *Balanoglossus clavigerus* DELLE CHIAIE selten zu finden sind. Da sie wegen ihres Schleims nicht gefressen werden, kommen sie auch als Beutetiere für andere Arten nicht in Betracht. So könnte man leicht auf den Gedanken kommen, die Untersuchung dieser Tiere diene dem Zweck, zoologische Kuriositäten zu sammeln; ein Grund, diese Tiere eingehender zu untersuchen, ergibt sich jedoch daraus, daß die Enteropneusten hinsichtlich ihrer systematischen Stellung eine der umstrittensten Tiergruppen sind. Wenngleich sie schon zu vielen Tierstämmen in Beziehung gesetzt wurden, ist besonders die Annahme, sie seien ein 'Bindeglied' zwischen den Chordaten und den übrigen Deuterostomiern, ein wichtiger Grund, sich intensiver mit diesem Tierstamm auseinander zu setzen. Ontogenie, Feinbau und Funktion der Organe sowie der gesamte Stoffwechsel der Enteropneusten sind nur unzureichend bekannt. Die hier vorgelegte Arbeit ist schwerpunktmäßig funktionell-morphologisch ausgerichtet. Die genaue Kenntnis der Organe dieser Tiere schafft gleichzeitig Voraussetzungen für eine methodisch korrekte Diskussion der phylogenetischen Beziehungen der Deuterostomiergruppen. In einem abschließenden Kapitel werden die

¹⁾ Die Zahl von 60 Arten erscheint insofern etwas unsicher, als daß die Tiere leicht zerbrechen und den Autoren z.T. nur Bruchstücke zur Verfügung standen. Die innerartliche Variation ist außerdem recht groß, z.B. können bei regenerierenden Exemplaren stärkere Formenabweichungen auftreten.

²⁾ Hinzu kommen vielleicht noch die ausgestorbenen Graptolithen und die nur als Larven bekannten Plancosphaeren.

T E I L - I . (T E X T T E I L)

=====

Enteropneusten deshalb mit den Echinodermen und Chordaten unter phylogenetischen Gesichtspunkten verglichen.

Danksagung:

Herrn Prof. Dr. G. Kümmel danke ich für die Anregung der Untersuchung und die Betreuung der Arbeit.

Ebenso gilt mein Dank den Herren Dr. Marwitz und Dr. Petzold von der Biologischen Bundesanstalt für die Zusammenarbeit bei den rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen.

Den Mitgliedern der Arbeitsgruppe "Struktur und Funktion von Exkretionssystemen" des Fachbereich Biologie der Freien Universität Berlin bin ich für die ständige Diskussion, Anregungen und die Unterstützung der Arbeit dankbar.

Außerdem bedanke ich mich bei Frau C.St.Friedemann für die Anfertigung der Zeichnungen und Frau B.Schloffer für die technische Hilfe.

Die DFG stellte den Arbeitsplatz in der Stazione Zoologica di Napoli zur Verfügung .

Die Stazione Zoologica di Napoli und die Station Biologique in Roscoff waren mir bei der Beschaffung des Tiermaterials behilflich.

2. EINLEITUNG

Im Rahmen dieser Arbeit soll die Eichel der Enteropneusten hinsichtlich ihrer Bedeutung als Exkretionsorgan untersucht werden. Unter Exkretion wird hier nicht nur die Ausscheidung stickstoffhaltiger Abbauprodukte verstanden, vielmehr auch die von Wasser und allen in Wasser gelösten Substanzen. Sie schließt somit auch die Vorgänge der Volumen- und Osmoregulation ein. Dabei wird nicht näher darauf eingegangen, inwieweit andere Organe, z.B. die Kiemen, derartige Funktionen nebenbei wahrnehmen.

In der Literatur wird meist lediglich der Eichelglomerulus als mögliches Exkretionsorgan erwähnt. Will man Vorstellungen über einen Exkretionsprozeß in der Eichel entwickeln, so erweist es sich als notwendig, sämtliche eventuell daran beteiligten Organe (Glomerulus, Eichelcölomwand, Cölomocyten, Eicheldarm, Perikardialvesikel) zu beschreiben und ihre Beziehung zueinander zu analysieren. Keinesfalls kann man aber durch Feinstrukturuntersuchungen des Glomerulus allein etwas über seine Funktion aussagen.

Seit SPENGLER (1893) diesem Organ den Namen Glomerulus gab, wurde allerdings seine Deutung als Exkretionsorgan kaum mehr ernsthaft bestritten. Anders liegt der Fall bei den übrigen Eichelorganen. Ihnen wurden unterschiedliche Funktionen zugesprochen, und auf diesen Deutungen aufbauend wurden vielfach phylogenetische Zusammenhänge konstruiert.

Im Folgenden soll gezeigt werden, daß eine Beurteilung der Funktion aller Eichelorgane nur dann möglich erscheint, wenn man die Eichel als funktionelle Einheit versteht.

Die Untersuchung von zwei nahe verwandten, jedoch in verschiedenen Biotopen lebenden Arten trug dazu bei, daß nicht spezifische Umwelthanpassungen als charakteristische Merkmale der Enteropneusten mißdeutet wurden.

Bei der funktionellen Betrachtung der Eichelorgane stellt sich die Frage nach der phylogenetischen Verwandtschaft der Enteropneusten erneut, einerseits durch den Versuch, Kenntnisse über homologe Organe zur Deutung von Strukturen heranzuziehen, andererseits, weil gerade die Struktur des in seiner phylogenetischen Bedeutung umstrittenen Eicheldarms sich unter funktionellen Gesichtspunkten deuten läßt.

3. MATERIAL UND METHODEN

3.1 Vorkommen und Beschaffung der Tiere

Es wurden zwei Enteropneustenarten der Familie Ptychodæridae - *Balanoglossus clavigerus* DELLE CHIAIE und *Glossobalanus minutus* KOWALEWSKI - untersucht, die sich vor allem in Größe, Lebensweise und Empfindlichkeit bei Experimentieren (Zerbrechlichkeit, Überleben in Gefangenschaft, Injizierbarkeit) unterscheiden.

Glossobalanus minutus wurde aus Dredgeproben aus dem Golf von Neapel gesammelt, *Balanoglossus clavigerus* bei Morgate (bretagne) aus dem Wattsand ausgegraben.

Glossobalanus minutus lebt in den Wurzelgeflechten von *Zostera*, *Posidonia* und zwischen den Rhizomen von großen *Laminaria*- und *Fucus*-arten, im allgemeinen dort, wo Seegras und Braunalgen gemeinsam Unterwasserwiesen bilden. Er bleibt nur in den ständig überspülten, jedoch sehr flachen Schelfzonen.

Balanoglossus dagegen ist Bewohner des Sandwatts. Bei Morgate (südlich von Roscoff) findet man ihn in einem Gebiet, das bei Ebbe stets frei liegt und dann häufig der Sonne oder auch Regenfällen ausgesetzt ist. Er tritt dort in großer Siedlungsdichte nur auf einer Fläche von ca. 300x100 m auf, in der Zone, wo auch *Echinocardium spec.* lebt. Es ist nicht bekannt, warum er nicht die vollkommen gleich aussehende benachbarte Umgebung besiedelt.

Die beiden Arten erweisen sich als unterschiedlich gut für Untersuchungen geeignet. *Glossobalanus* kann unter verschiedenen Bedingungen (Haltung in bewachsenen Becken, in Petrischalen, bei Temperaturen von 18 - 25°C) etwa sechs Wochen lang am Leben gehalten und mit Tetra-marin (Trockenfutter) und gefriergetrockneten Algen ernährt werden. Auch größere Bruchstücke dieser Art sind etwa solange lebensfähig. Werden den Tieren die Eichelorgane entfernt, regenerieren sie diese innerhalb von drei Wochen. Transport wird gut überstanden.

Balanoglossus clavigerus ist wegen seiner Brüchigkeit nie

beim Ausgraben in vollständigen Exemplaren zu erhalten. Gut erhaltene Stücke von Balanoglossus können maximal zwei Wochen gehalten werden, wenn sie nicht durch einen allzu langen Transport bereits geschädigt sind. Eine Regeneration eichelampu- tierter Tiere war nie feststellbar. Auf jegliche Manipula- tion, z.B. Amputation, Injektion, reagiert B. clavigerus we- sentlich empfindlicher als G. minutus.

3.2 Beobachtungen an lebenden Tieren

Reaktionen auf osmotische Veränderungen, Filtrationsvorgänge am Glomerulus (Lissamingrüninjektion) und die Funktion des Perikardialvesikels wurden an in Kulturgefäßen gehaltenen Enteropneusten (B. clavigerus und G. minutus) untersucht.

3.2.1 Phagocytoseaktivität

Bei Eichelcölomocyten von Balanoglossus clavigerus wurde die Phagocytoseaktivität gegenüber Kohlestaub, Tusche und Ferritin phasenkontrastmikroskopisch in vitro untersucht.

3.2.2 Adaptation an veränderte osmotische Bedingungen

Diese Versuche wurden an Balanoglossus clavigerus durchge- führt. Zwölf Tieren wurden die Glomeruli entfernt, zwölf Tieren belassen. Je vier Tiere blieben als Kontrolltiere in normalem Meerwasser, je vier Tiere wurden auf Brackwasser einer Salini- tät von ca. 2,4%, je vier Tiere auf Salzwasser einer Salini- tät von ca. 4,8% im Laufe von zwei Tagen über fünf Stufen umgewöhnt. Sowohl die nicht präparierten als auch die glo- merulusektomierten Tiere überlebten mindestens drei Tage in der jeweiligen Endkonzentration. Danach wurden die Glomeruli der intakten Tiere für die elektronenmikroskopische Unter- suchung präpariert (nach I3, s.u.).

3.2.3 Volumenregulation

Um festzustellen, ob B. clavigerus zur Volumenregulation fähig ist und ob dabei dem Glomerulus als vermeintlichem Filtrationsorgan eine entscheidende Bedeutung zukommt, wur- den je sechs Tiere in Meerwasser einer Osmolarität von

990, 830 und 540 mOsmol ohne allmähliche Anpassung gesetzt. Jeweils drei Tieren einer Gruppe war der Glomerulus nach Aufschneiden der Eichel entfernt worden. Die Tiere wurden nach oberflächlicher Abtrocknung auf einer Feinwaage in stündlichem Abstand gewogen und die Gewichtsveränderung registriert.

Der gleiche Versuch wurde mit *G. minutus* begonnen, mußte jedoch vorzeitig beendet werden, da die in erhöhte und erniedrigte Konzentration gesetzten Tiere starben.

3.3 Lichtmikroskopie

Es wurden Schnittserien der Eicheln von *Balanoglossus clavigerus* hergestellt. Außerdem standen Schnittpräparate von *G. minutus* und *Saccoglossus spec.* zur Verfügung. Die Eicheln von *Balanoglossus* wurden in BOUIN'scher Lösung fixiert und in 2% Formol - 2% Glutaraldehyd fixiert. Zuvor wurde die Eichelwand stellenweise aufgeschnitten, um das Fixans gleichmäßig eindringen zu lassen. Die Objekte wurden in Paraffin bzw. Paraplast eingebettet, die 5-9 μ m dicken Schnitte gefärbt (Dobell-Chromotrop-Färbung, Azan-Färbung, PAS-Färbung ; Farbgemische nach ADAM & CZIHAK 1964 ; ROMEIS 1968).

3.4 Elektronenmikroskopie

3.4.1 Transmissionselektronenmikroskopie

Für die elektronenmikroskopischen Studien standen insgesamt etwa 40 Eicheln von *G. minutus* und 33 von *B. clavigerus* zur Verfügung, die in verschiedener Weise für die elektronenmikroskopische Untersuchung präpariert wurden :

Die Fixierungen erfolgten nach Zerschneiden der Eichel und Herauspräparieren der Eichelorgane. Der pH des Fixans betrug 7,2 bis 7,4 (bevorzugt 7,4 bis 7,5 ; Ausnahme: pH 6,5 beim Nachweis saurer Phosphatase), die Osmolarität wurde von 550 bis 950 mOsmol variiert. Soweit diese Osmolarität nicht durch die Mischung der Puffersubstanzen mit dem Meersalz erreicht wurde, wurde sie mit Saccharose eingestellt. Die Fixierungs-

dauer betrug 1-2 Stunden in jedem der Fixierungsgemische. Folgende Fixierungsgemische wurden angewandt (nach HAYET 1972 und nach REIMER 1968):

I. 1-2% OsO_4 in nachstehenden Puffern (beide Enteropneustenarten)

- 1) Veronalacetatpuffer nach PALADE mit Meersalz (statt NaCl)
- 2) Phosphatpuffer nach SÖRENSEN
- 3) Bichromatpuffer nach DALTON mit Meersalz (statt NaCl)¹⁾
- 4) Carbonatpuffer nach REIMER : Phosphatpuffer nach SÖRENSEN
= 1 : 2 oder 1 : 1

II. Kombination eines 5% Glutaraldehyd enthaltenden Fixierungsgemisches mit einer OsO_4 -Fixierung

- | | |
|--|---------------|
| 1) Glutaraldehyd in Sörensenpuffer
OsO_4 in Sörensenpuffer | beide Arten |
| 2) Glutaraldehyd in Sörensenpuffer
OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON | beide Arten |
| 3) Glutaraldehyd in Sörensenpuffer
OsO_4 Cacodylatpuffer nach REIMER | Balanoglossus |
| 4) Glutaraldehyd in Sörensenpuffer
OsO_4 in Collidinpuffer nach REIMER | Balanoglossus |
| 5) Glutaraldehyd in Sabatinipuffer
OsO_4 in Sabatinipuffer | beide Arten |
| 6) Glutaraldehyd in Sabatinipuffer
OsO_4 in Veronalpuffer nach PALADE | Glossobalanus |
| 7) Glutaraldehyd in Sabatinipuffer
OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON | beide Arten |
| 8) Glutaraldehyd in Carbonat-Phosphatpuffer (s.o.)
OsO_4 in Carbonat-Phosphatpuffer (s.o.) | beide Arten |
| 9) Glutaraldehyd in Carbonat-Phosphatpuffer (s.o.)
OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON | beide Arten |

Die Verwendung verschiedener Puffer erwies sich als notwendig, weil die einzelnen Eichelorgane sehr unterschiedlich auf die Pufferzusammensetzung reagierten.

¹⁾ Im Folgenden einfach : Bichromatpuffer nach DALTON.

Histochemische Tests auf saure Phosphatasen :

Verfahren nach GOMÖRI, modifiziert nach WACHSTEIN & MEISEL (aus REIMER 1968). Zur Vorfixierung diente Glutaraldehyd in Collidinpuffer nach REIMER (1968), die Nachfixierung erfolgte in OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON mit Meersalz. Der Test wurde nur an Balanoglossus durchgeführt.

Inkubationen:

Da sich die Diaphragmen bei der normalen Fixierung und Kontrastierung mit Uranylacetat nach LUFT und Bleicitrat nach REYNOLDS (REIMER 1968) nur schlecht darstellen ließen, wurden die Eichelorgane in verschiedene Lösungen getan, die die mucopolysaccharidhaltige Interzellulärsubstanz, insbesondere desmosomenartige Strukturen, spezifisch kontrastieren (BEHNKE & ZELANDER 1970 ; HASHIMOTO 1970 ; RAYNS et al. 1969).

Folgende Präparationsverfahren wurden angewendet:

- 1) Vorfixierung in Sörensenpuffer mit 5% Glutaraldehyd, 45 Min. Inkubation in 1% Alcianblau GT 8 in Sörensenpuffer, Nachfixierung in Bichromatpuffer nach DALTON (Balanoglossus).
- 2) Vorfixierung in Phosphat-Carbonatpuffer (s.o.), mit Glutaraldehyd, Inkubation in 0,5% Lanthannitrat in Meerwasser, Nachfixierung in OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON. (Balanoglossus)
- 3) Vorfixierung in Glutaraldehyd in Sörensenpuffer, Inkubation in 0,5% Lanthannitrat in Collidinpuffer nach REIMER, Nachfixierung in OsO_4 in Collidinpuffer (beide Arten).
- 4) Inkubierung in 0,5% Lanthannitrat in Meerwasser, nach Fixierung mit OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON (beide Arten).
- 5) Inkubation in 0,5% Lanthannitrat in Meerwasser, nach Fixierung mit Glutaraldehyd in Sörensenpuffer und OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON.

Das für die Inkubation von Lanthannitrat verwendete künstliche Meerwasser hatte eine Osmolarität von etwa 850 mOsmol. Die Erhaltung der Gewebe war am besten bei den Fixierungsmethoden 3) und 4). Die Inkubationsdauer betrug 60-80 min.

Die Einbettung erfolgte über Aceton in Micropal (Fa. FERAK). Die Schnitte wurden an einem LKB-Ultratome hergestellt, soweit nicht anders angegeben mit Uranylacetat nach LUFT und Bleicitrat nach REYNOLDS (REIMER 1968) kontrastiert. Die Kontrastierungszeiten waren für Uranylacetat im allgemeinen 40-90 Min., für Bleicitrat 20 Min. . Die transmissionselektronenmikroskopische Untersuchung wurde am ZEISS EM 9A durchgeführt.

3.4.2 R a s t e r e l e k t r o n e n m i k r o s k o p i e

Für die rasterelektronenmikroskopische Untersuchung wurde der Eichelorgankomplex nach Glutaldehydfixierung in Phosphat- bzw. Phosphat-Carbonat-Puffer (s.o.) und waschen im jeweiligen Puffer in OsO_4 -Dampf nachfixiert. Nach der Entwässerung in der Alkoholreihe wurden die Eichelorgane einer critical-point-Gefriersubstitution in einer Anlage der Firma Polaron (Modell E 300) unterworfen. Anschließend wurden die Objekte in der Sputtering-Anlage HUMMER (Fa. Kontron) mit Gold bedampft. Die Untersuchung erfolgte an einem Rasterelektronenmikroskop CAMBRIDGE MK 2A .

Critical-point-freezing und Bedampfung wurden von Herrn Dr. Marwitz in der Biologischen Bundesanstalt Berlin durchgeführt, der auch die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen anfertigte.

3.5 I n j e k t i o n e n

Die Injektionen sollten dazu dienen, die Ultrafiltration im Eichelglomerulus histochemisch nachzuweisen. Ferritin und Horseradishperoxidase haben sich für diese Zwecke bei Wirbeltiernieren besonders bewährt (GRAHAM & KARNOWSKY 1960 ; PAPADIMITRIOU et al. 1968 ; PAPPAS & TENNYSON 1962 ; VENKATACHALAM et al. 1970 a,b). Es wurden deshalb je drei Exemplaren von *B. clavigerus* eine 6%ige Ferritinlösung bzw. eine 4%ige Horseradishperoxidaselösung in filtriertem Meerwasser, das mit Lissamingrün gefärbt wurde, mit Hilfe einer Mikrokapillare

in die Dorsalvene injiziert. Da die Blutzellen den größten Teil des Ferritins und der Peroxidase phagocytierten und somit der histologische Nachweis der Filtration nicht möglich war, wurde in weiteren Versuchen an Glossobalanus die Filtration von Goldsol untersucht. 9 Tiere wurden mit einem Gemisch aus Goldsol, Polyvinylpyrrolidon (PVP) und Meerwasser, das mit Lissamingrün gefärbt war, mit einer Gesamtmolarität von 820 mOsmol injiziert. Goldsol wurde nach WEISER (1933) aus Goldchlorid und H_2O_2 hergestellt und nach FELDHERK & MARSHALL (1962) mit Polyvinylpyrrolidon (Fa.SERVA, MG ca. 25 000) stabilisiert.

Die Injektionskapillaren hatten einen Spitzendurchmesser von etwa 10 μm . Feinere Kapillaren konnten nicht verwendet werden, da der ständig auf der Körperoberfläche ausgeschiedene Schleim die Kapillare sofort verklebte.

Die Färbung der Injektionslösung mit Lissamingrün war aus drei Gründen notwendig: 1. Die Dorsallakune ist am lebenden Tier nicht sichtbar; da sie direkt unter dem dorsalen Nervenstrang liegt, kann man danach den Injektionsort ungefähr abschätzen. Erst nach Injektion der grünen Lösung sieht man, ob die Zentrallakune gefüllt worden ist, die dann grün schimmert. 2. Die Enteropneusten reagieren auf den Einstich immer mit Verschluss der Lakunen durch Kontraktion. Man sieht erst am Weiterfließen der gefärbten Blut-Injektionsflüssigkeit, wann der Blutstrom wieder einsetzt. 3. Der Zeitpunkt der Filtration der Lösung im Glomerulus lässt sich durch das filtrierte Lissamingrün mit großer Genauigkeit bestimmen.

Etwa 20-30 Min., in seltenen Fällen bis zwei Stunden nach der Injektion, setzte der Blutstrom wieder ein, und nachdem die Filtration der injizierten Lösung beendet schien, wurden die Eichelorgane herauspräpariert. Die Präparationsdauer betrug nie mehr als 20 sec. Anschließend wurden die Eichelorgane direkt in OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON oder in Glutaraldehyd in Sörensenpuffer und danach in OsO_4 in Bichromatpuffer fixiert. Um die filtrierte Substanzen in den Inter -

zellularräumen zu erhalten, entfiel das Zwischenwaschen in Puffer . Die Einbettung erfolgte über Aceton in Micropal. Es wurden unkontrastierte und vergleichsweise mit Uranylacetat und Bleicitrat nachkontrastierte Schnitte untersucht.

4. E R G E B N I S S E

4.1 Der Aufbau der Eichel

Bei allen Enteropneusten ragt in den Protocoelraum, die Eichelhöhle, der aus endo- und cöllothelialen Anteilen bestehende Eichelorgankomplex (Eichelskelett, Eicheldarm, Zentralakune, Perikardialvesikel, Glomerulus) hinein (BATESON 1885, 1886 a, b; SPENGEL 1893; STIASNY 1935; VAN DER HORST 1932, 1939; WILLEY 1893, 1897, 1898 a, b). Durch Öffnen des Eichelporus stellt das Tier regelmäßig die Verbindung zwischen Eichelhöhle und Außenwelt her, wobei meistens ein sehr rascher Austausch von Eichelcölomflüssigkeit und Meerwasser erfolgt.

Die Form des Eichelcölomraums wird einerseits durch Größe und Umriß der Eichel, andererseits durch die Eichelorgane bestimmt. Abgesehen von kleinen artspezifischen Abweichungen gilt für *Balanoglossus clavigerus* und *Glossobalanus minutus* der von VAN DER HORST (1939) beschriebene Grundbauplan des Eichelcöloms:

1. Vor den Eichelorganen bis zur Spitze der Eichel ist das Eichelcölom ein einheitlicher, von Muskeln durchzogener Hohlraum.
2. Im Bereich der Eichelorgane wird das Cölom in eine linke und rechte Hälfte geteilt und zwar dorsal durch das Perikardialvesikel, ventral durch ein epitheliales Septum zwischen Eicheldarm und Eichelwand.
3. Weiter caudal bekommen durch starke Verjüngung des Eichelhalses die Seitenwände Kontakt mit dem Eicheldarm und anschließend unterteilt das chondroide Gewebe die Eichel noch dorso-ventral in die Eichel-taschen.

Die Eichelorgane werden vom visceralen Cölomblatt umgeben bzw. ausgebildet, das parietale Blatt ist zum allergrößten Teil in Muskel- und Bindegewebe umgewandelt. Während die Ringmuskeln eine dünne Schicht unterhalb des ektodermalen Epithels bilden, füllen Längsmuskeln und Bindegewebe das Cölom weitgehend aus. In lichtmikroskopischen Schnittpräpa-

raten läßt sich stets in Übereinstimmung mit den Angaben zahlreicher Autoren (BATESON 1885, 1886 a,b ; SPENGEL 1893 ; STIASNY 1935 ; VAN DER HORST 1932, 1939 ; WILLEY 1893, 1897, 1898 a,b) feststellen, daß die Dichte der Zellanordnung um die Eichelorgane am geringsten ist und nach peripher stark zunimmt. Das trifft auch für die linke dorsale Eichelcölomtasche zu, die das Verbindungsstück zur ektodermalen, bewimperten Eichelpforte bildet (Abb. 53 - 57). Letztere hat durch den sphinkterartig verschließbaren Eichelporus Kontakt zum Außenmedium. Trotzdem darf man wohl annehmen, daß alle zwischen Muskeln und Bindegewebe liegenden Hohlräume zumindest bei der wassergefüllten Eichel hinreichend miteinander in Verbindung stehen, so daß Cölomflüssigkeit und die zahlreichen, amöboid beweglichen Cölomocyten an jede beliebige Stelle des Eichelcöloms gelangen können und auch ein relativ schneller Druckausgleich zwischen den Bereichen des Eichelcöloms erfolgen kann. (vgl. Abb. 54 und 55)

Bei *B. clavigerus* kann im Gegensatz zu *G. minutus* beobachtet werden, daß die Eichel kurz vor den Eichelorganen zeitweilig eingeschnürt wird. Im Schnittpräparat ist an dieser Stelle eine sphinkterartige Verdickung der Ringmuskelschicht feststellbar, die bereits SPENGEL (1893) aufgefallen war.

Bei beiden Arten wird die Eichelcölomhöhle regelmäßig durch Einstrudeln von Meerwasser mit Hilfe der Cilien des Eichelporus und Eichelkanals gefüllt und dadurch versteift. Mehr oder minder ruckartig wird dann das Wasser durch den Eichelporus wieder ausgestoßen, und die leere Eichel erschlafft. Bei *B. clavigerus* ist zusätzlich noch folgendes Verhalten feststellbar: Die Eichel wird apikal weitgehend entleert, im Bereich des Sphinkters kontrahiert und bleibt im caudalen Bereich turgeszent. Das schlaffe Eichelstück führt dann tastende Bewegungen aus. Nach einigen Sekunden oder Minuten wird das vordere Eichelstück ebenfalls gefüllt. Der umgekehrte Zustand - turgeszentes Vorderstück, erschlafftes Hinterstück - scheint auch vorzukommen, ist aber auf Grund des

wesentlich geringeren Größenunterschieds zwischen gewulstem und leerem Hinterstück weniger sicher nachweisbar. Weder an Hand der Präparate noch durch Beobachtung am lebenden Tier, dessen Eichelspitze abgeschnitten wurde, läßt sich feststellen, ob aber durch den Sphinkter die vordere gegen die hintere Eichelhöhle vollkommen abgeschlossen werden kann.

Die Eichelorgane nehmen lediglich den caudalen Teil der Eichel und den Eichelhals ein. Ventral im Eichelhals liegt das Eichelskelett, dessen zwei gabelförmige Äste in die im Kragen gelegene Mundhöhle ragen. Darüber erstreckt sich, aus dem dorsalen Mundhöhlendach auswachsend, der weiter nach vorn reichende Eicheldarm. An ihm inserieren beidseitig die Wandmuskeln des Perikardialvesikels, das sich bis zur dorsalen Eichelwand erstreckt. Die zwischen Eicheldarm und Perikardialvesikel gelegene Zentrallakune ist die Verlängerung der dorsalen Vene. Diese führt das O₂-reiche Blut aus Rumpf und Kragen; kurz vor der Zentrallakune münden zwei Eichelvenen in sie ein. Apikal zweigt sich diese Lakune in das Kapillarsystem des Glomerulus auf, das auf den vorderen Bereichen von Eicheldarm und Perikardialvesikel gelegen ist. Aus ihm gehen vier Arterien ab, von denen zwei die Eichelwand erreichen und sich dort kapillar verzweigen, zwei in den Kragen führen und sich im ventro-caudalen Kragenbereich zur Rumpfarterie zusammenschließen.

4.2 Histologie der Eichelorgane

4.2.1 Das Eichelskelett

Das Eichelskelett erscheint als eine mehr oder weniger faserige Masse, die in konzentrischen Kreisen abgelagert ist. Zellen, vor allem Muskelanschnitte, sind gelegentlich zwischen den äußeren Schichten feststellbar, das Skelettmaterial ist aber nie zellig aufgebaut. Während das herauspräparierte frische Skelett sowie Schnitte desselben bei den meisten Färbungen vollkommen einheitlich erscheinen, kann man durch Azanfärbung zwei Komponenten sichtbar machen. Im inneren Bereich

des Skeletts besteht jede Schicht überwiegend aus einem leuchtend karmesinrot färbbaren Anteil, der peripher durch eine unterschiedlich dicke, aber stets schmalere Zone hellblauen Materials begrenzt ist. Die äußeren Schichten dagegen setzen sich hauptsächlich aus dem hellblauen Material zusammen, in das kleinere karmesinrote Zonen eingelagert sind. Diese äußeren Schichten sind zum umgebenden Gewebe nicht scharf abgrenzbar, sondern gehen allmählich in die sehr dünnen hellblauen Schichten zwischen den verschiedenen Epithelien über. In ihrer Lage entsprechen sie den von SPENGLER (1893, 1903, 1904) als Grenzmembranen beschriebenen Basalmembranen.

4.2.2 Der Eichel Darm

Der Eichel Darm unterscheidet sich etwas bei den beiden untersuchten Arten, wenngleich er äußerlich immer als ein kurzes, zylindrisches Gebilde erscheint, das sich kurz vor seiner Mündung in die Mundhöhle etwas verjüngt (Abb. 5). Die den Kanal bzw. die Kanäle begrenzende Wand besteht aus einem zwei bis dreischichtigen Epithel großer, wenig färbbarer Zellen mit verhältnismäßig kleinen Kernen. Zum Lumen hin ist häufig eine dunklere Schicht sichtbar, die man eventuell als Mikrovillisaum deuten kann (Abb. 56). Im Lumen liegt nicht-zelliges Material. Peripher wird der Eichel Darm von einer ziemlich dicken Basalmembran umschlossen, die sich besonders mit der Azanfärbung als hellblaue Zone gut darstellen läßt.

4.2.3 Das Perikardialvesikel

Das Perikardialvesikel besitzt die Form eines Kegelstumpfes mit ovaler Grundfläche. Sowohl die ventrale Wand (Grundfläche) als auch die lateralen Wände (Längsrichtung des Ovals) inserieren mit ihren Muskeln an beiden Seiten des Eichel Darms an der gemeinsamen Basalmembran (Abb. 6,7,8). Die apikale Spitze der dorsalen Wand liegt, nur durch einige Muskelzellen mit der Eichelwand verbunden, frei in der Eichel. Der Hauptteil der dorsalen Wand ist jedoch direkt mit dem

cölothelialen Gewebe der Eichelwand verwachsen. Dort wo die Dorsalwand in die Lateralwände übergeht erstreckt sich je eine Verbindung aus Muskelzellen zwischen der Basalmembran des Perikardialvesikels und der Eichelwand, so daß das Perikardialvesikel in diesem Bereich an der Eichelwand aufgehängt zu sein scheint (Abb. 6).

Die Wände des Perikardialvesikels werden gegen die Eidermis, das parietale Cölomblatt, den zentralen Blutraum, den Glomerulus, den Eicheldarm und die Cölomhöhle durch eine zusammenhängende Basalmembran abgegrenzt. Das Perikardialvesikel ist also ein geschlossenes Säckchen (entstanden durch Abschnürung vom Eichelcölom (BATESON 1885, 1886 a,b)) dessen Lumen mit Cölomocyten und Cölomflüssigkeit gefüllt ist, wobei ein Austausch der Perikardialflüssigkeit gegen Meerwasser im Gegensatz zum Eichelcölom nicht stattfinden kann (Abb. 6,7,8).

Die ventrale Wand, welche die Zentrallakune begrenzt, wird von einer Schicht Ringmuskeln gebildet, die an der Basalmembran beidseitig des Eicheldarms ansetzen (Abb. 6,7,8). Über der Ringmuskelschicht liegt eine einzellige Cölomepithelschicht (Abb. 8). Die lateralen Wände bestehen aus sehr feinen Muskelzellen, die zumeist unmittelbar neben den Muskelzellen der ventralen Wand am Eicheldarm inserieren (Abb. 6,7,8). Einige Muskelzellen jedoch entspringen der Basalmembran der lateralen Perikardialvesikelwand und ziehen dann nach dorsal.

Das Lumen des Perikardialvesikels wird an mehreren Stellen von einzelnen Transversalmuskelzellen durchzogen, die zwischen der Dorsal- und Ventralwand verlaufen. Sie sind wesentlich schwächer ausgebildet als die der Wände und infolgedessen auch schlechter darstellbar (Abb. 7).

4.2.4 Die Zentrallakune

Apikal schließt sich an den Zentralsinus, den Mündungsort der Eichelvenen in die Körbervene, die Zentrallakune an, die sich zwar in der Wandstruktur nicht prinzipiell von den an-

deren Blutlakunen des Tieres unterscheidet und auch nur wenig breiter ist als das Dorsalgefäß. Sie wird von den zusammengewachsenen Basalmembranen der dorsalen Eicheldarm- und ventralen Perikardialvesikelwand begrenzt. Wie die übrigen Lakunen besitzt sie kein Endothel. Blutzellen können vereinzelt gefunden werden.

Aus der von mehreren Autoren (zusammengefaßt bei VAN DER HORST 1939) beschriebenen Morphologie des Kreislaufsystems wird ersichtlich, daß im Zentralsinus und in der Zentrallakune stets Mischblut auftreten muß: Das aus dem Rumpf zurückfließende Blut wird in den Kiemen mit O_2 angereichert, das Blut aus dem Eichelkreislauf dürfte O_2 -ärmer sein. Durch Pulsation der Dorsallakune und Kontraktion der dorsoventralen Transversalmuskeln des Perikardialvesikels kann die Zentrallakune gefüllt werden, durch Kontraktion der ventralen und lateralen Wandmuskeln des Perikardialvesikels wird das Blut aus diesem Gefäßabschnitt in den Glomerulus entleert. Da keine Klapfen im Lakunenlumen ausgebildet sind, muß die Flußrichtung des Blutes durch den Kontraktionsablauf der Perikardialvesikelmuskeln bestimmt werden.

4.2.5 Der Glomerulus

Das Dorsalgefäß zweigt sich apikal von der Zentrallakune in mehrere Lakunen (bei *B. clavigerus* jederseits drei) auf, die sich ihrerseits weiter verzweigen und anastomosieren. Dieses Netz von Lakunen liegt dem Eicheldarm und dem Perikardialvesikel apikal und lateral an. Während bei *Glossobalanus* der apikale Bereich stärker ausgebildet ist, ist dieser bei *Balanoglossus* zugunsten der lateralen reduziert. Diese flächig angeordneten Lakunen besitzen zahlreiche, senkrecht auf ihnen stehende, lange Aussackungen, die ihrerseits mehrfach, besonders häufig an der Peripherie des Glomerulus, anastomosieren (Abb. 1,8). Auf diese Weise entsteht das mehrschichtige Kapillarnetz (Abb. 2). Der lichtmikroskopisch erkennbare Bau der Kapillaren entspricht dem der übrigen Lakunen

mit der Einschränkung, daß keine Muskelzellschicht zu erkennen ist. Das Lakunenlumen wird von einer Basalmembran begrenzt, die außen von einem scheinbar locker angeordneten Cölomepithel bedeckt ist. Bei den beiden untersuchten Arten konnte in keinem Lakunenabschnitt Endothel nachgewiesen werden. Was von manchen Autoren (BATESON 1885, 1886 a,b ; DAWYDOFF 1948 ; WILLEY 1893, 1897, 1898) als mögliches Endothel dargestellt wird, sind wahrscheinlich die Blutzellen, die je nach Präparationsmethode mehr oder weniger zahlreich der Basalmembran anhaften. Präzipitate aus dem Blut liegen ebenfalls vielfach an der Gefäßinnenseite an der Basalmembran.

Der Basalmembran des Eicheldarms und des Perikardialvesikels liegen die Epithelzellen der Glomeruluslakunen direkt an. Dagegen ist der gesamte Glomerulus zum Eichellumen hin durch eine Art Hüllzellen begrenzt. Die Hüllzellschicht ist bei *B. clavigerus* etwas stärker als bei *G. minutus*.

4.3 R a s t e r e l e k t r o n e n m i k r o s k o p i e

4.3.1 Der Glomerulus

Im Rasterelektronenmikroskop sieht man vom intakten Glomerulus lediglich eine dichte Schicht relativ großer Hüllzellen (Abb. 9, 10). Sie bilden eine plattenartige Oberfläche mit nur sehr schmalen Spalten (Abb. 10). Durch vorsichtiges Abreißen können allerdings die Glomerulusepithelzellen teilweise freigelegt werden (Abb 9, 11, 12, 13). Auch sie bilden eine relativ dichte Schicht mit blumenkohlähnlichem Aussehen, so daß man recht selten die abzweigenden Ausläufer erkennt (Abb. 12, 13). Infolge der unregelmäßigen Form dieser Zellen und der engen Zwischenräume zwischen ihnen ist die abgrenzung der einzelnen Zellen nur stellenweise möglich. Die auf Grund des transmissionselektronenmikroskopischen Bildes hier zu erwartenden Cilien (s.u.) können nicht sicher von dünnen seitlichen Ausläufern unterschieden werden. Wird auch der Zelleib der Epithelzellen mit abgerissen, so erhält man

einen Einblick in die filzartige Anordnung der Ausläufer (Abb. 11, 14). In diesem Geflecht gelingt es nicht, einzelne Ausläufer über die gesamte Länge zu verfolgen und nur sehr selten kann man die Verzahnungen der Pedizellen sehen (Abb. 16a). Die Form ihrer Anheftung auf der Basalmembran der Gefäße ist nie zu erkennen. Mit Bestimmtheit kann aber folgendes gesagt werden:

1. Von jedem Epithelzellkörper entspringen viele Ausläufer, die in alle Richtungen und dabei zu mehreren Gefäßen ziehen.
2. Der Epithelzellkörper ist im Vergleich zur Länge der Ausläufer klein.
3. Die Lakunenwände werden von den Ausläufern dicht bedeckt, Epithelzellkörper liegen ihnen nie direkt auf.
4. Durchmesser und Länge der Ausläufer sind um ein Vielfaches verschieden.
5. Jeder Ausläufer zweigt sich mehrfach und in verschiedene Richtungen auf (Abb. 15).

Stellenweise treten im Glomerulus größere Spalten offensichtlich zwischen Lakunen auf, die durch lange, vernetzte Ausläufer überbrückt werden (Abb. 17).

Dort, wo bei der Präparation periphere Lakunenteile abgerissen sind, sieht man, daß die tiefer gelegenen Schichten aus einem gleichartigen Zellenfilz aufgebaut sind.

4.4 Transmissions-elektronen-mikroskopie

4.4.1 Das Eichelskelett und die Basalmembranen

Die Basalmembranen der Enteropneusteneichel bzw. die derer Organe sind alle gleich aufgebaut. Zum Epithel hin liegt eine dünne feingranuläre Schicht, ihr schließt sich eine viel breitere fibrilläre Schicht an (Abb. 60,62). Die Dicke der Basalmembran ist dermaßen unterschiedlich bei den einzelnen Epithelien, daß kein allgemein gültiges Maß angegeben werden

kann. Bereits die lichtmikroskopisch sichtbare Struktur (SPENGLER 1893) als auch speziell mit Hilfe der Azanfärbung gewonnene Daten sprechen dafür, daß das Eichelskelett oder zumindest Teile davon lediglich eine verdickte Basalmembran sind. Diese Annahme wird durch das elektronenmikroskopische Bild untermauert. Diese verdickte Basalmembran ist hier in mehreren Lagen konzentrisch angeordnet; zwischen den einzelnen Lagen sieht man häufig Zellen oder Zellanschnitte (Abb. 60).

In senkrecht zur Basalmembranfläche geführten Ultradünnschnitten erkennt man, daß diese aus drei Schichten besteht (Abb. 60, 62): Zum Gewebe liegt eine meistens 600-700 Å dicke granuläre Schicht, in die sehr feine, kurze Fibrillen eingelagert zu sein scheinen. Zwischen diesen beiden Zonen befindet sich der Hauptteil der Basalmembran, bestehend aus langen, etwa 40 Å dicken Fibrillen. Bei einer Zusatzkontrastierung mit Lanthannitrat erscheinen die äußeren Schichten kompakt und Untereinheiten sind nicht erkennbar, dagegen ist die innere Fibrillenschicht besonders gut differenziert. In letzterer verlaufen die Fibrillen parallel zur Schichtebene. Wird die Schicht tangential angeschnitten, erkennt man die netzartige Fibrillenordnung (Abb. 25). Es liegen also in jeder Mittelschicht viele Fibrillennetze übereinander. Die Breite der mittleren Schicht kann sich in den einzelnen Lagen um ein Mehrfaches unterscheiden. Selbst innerhalb einer Lage ist sie nicht immer gleichbleibend breit. Es bestehen keine Hinweise darauf, daß Dickenunterschiede innerhalb einer Lage auf Stauchung und Streckung des Geflechtes in Fibrillenrichtung beruhen, was dadurch möglich wäre, daß das Fibrillennetz zusammengeschoben und auseinandergezogen wird. Die vielfach beobachtete faltige Aufwerfung der Lagen mag darauf zurückzuführen sein, daß das Skelett bis zu einem gewissen Grade der Verformung durch Muskelkontraktion nachgibt. Da der chemische Aufbau der Fibrillen nicht bekannt ist, weiß man nicht, ob die Fibrillen außerdem eine Eigenelasti-

zität besitzen.

An den peripheren Schichten des Eichelskeletts setzen Muskelzellen an. Bei den zwischen den Lakunen auftretenden Zellen dürfte es sich um Skelettbildungszellen und Bindegewebe handeln (Abb. 60), wobei fraglich ist, ob eine Unterscheidung von Skelettbildungs- und Bindegewebszellen gerechtfertigt ist. Die als Skelettbildungszellen bezeichneten besitzen verhältnismäßig viele Vesikel, ER und elektronendichtes Plasma in den skelettnahen Zellregionen. Bei den als Bindegewebe bezeichneten Zellen ist das Cytoplasma heller und organellenärmer.

4.4.2 Die Muskelzellen des Körpers und des Perikardialvesikels

Da alle Muskelzellen der Enteropneusten, auch die des Perikardialvesikels, umgewandelte Cölomepithelzellen sind, ist es nicht verwunderlich, daß sie sich nicht in ihrer Ultrastruktur sondern nur in der Dicke und Länge unterscheiden.

Die Muskelzellen (Abb. 51, 58) treten einzeln oder zu mehreren in der Eichelwand, im Cölom und im Perikardialvesikel auf und es kommt niemals zur Bildung von Muskeln. Es ist nur glatte Muskulatur vorhanden. Die bei *B. clavigerus* und *G. minutus* gefundenen Muskelzellen bestehen aus einem relativ kleinen Zelleib, der der jeweiligen Basalmembran unter Ausbildung von Hemidesmosomen anhaftet, und einem langen Ausläufer, der mit seinem verbreiterten Endabschnitt meistens ebenfalls mit einer Basalmembran Kontakt hat, auch hier sind teilweise hemidesmosomenartige Strukturen nachgewiesen. Diese beidseitigen Anheftungen sind zumindest für die Muskelzellen des Perikardialvesikels sicher nachgewiesen. Die Muskelzellen des Eichelcöloms sind zu schwer zu verfolgen, jedoch waren entsprechende Kontaktzonen häufig zu finden.

Der Zelleib enthält den Kern, ribosomenbesetztes ER, Mitochondrien, Vakuolen, Vesikel und amorphe Einschlüsse. Der oft ungleichmäßig eingebuchtete Kern weist in seinem ziemlich elektronendichten Nucleoplasma Chromatinstrukturen, dunkle

Granula und mehrere Nucleolusanschnitte auf. Die Granula liegen besonders dicht gehäuft an der inneren glatten Kernmembran. Die äußere Kernmembran erscheint faltig aufgeworfen; bei Kernen mit tiefem Einschnitt folgen beide Kernmembranen dieser Einbuchtung. Die Herkunft der hellen, meist in Haufen auftretenden Vesikel ist nicht bekannt, ein Golgiapparat wurde jedenfalls nicht gefunden. Der Zellausläufer enthält ein Bündel von Muskelfibrillen (Abb. 52). Diese bilden jeweils zu viert ein Filament von wabenförmigem Querschnitt. Zwischen diesen Filamenten scheinen Kontaktstrukturen zu bestehen, die sich so schlecht kontrastieren lassen, daß keine genaue Aussage über deren Form und Anordnung möglich ist. Das Fibrillenbündel ist von Cytoplasma umgeben, in dem stets ER, zahlreiche Vesikel und einzelne Mitochondrien zu finden sind. Gelegentlich treten Verbreiterungen der Cytoplasmatscheide auf; an diesen Stellen liegen Granula. Gelangt Ferritin ins Eichelcölom, dann sind dunkle Einschlüsse, vermutlich Pinocytoseprodukte, vor allem im Zelleib und in den Verbreiterungen des Muskelausläufers zu finden. Zellen, die Ähnlichkeit mit unbescheideten Nerven haben, sind gelegentlich im Perikardialvesikel an den Muskelzellen zu finden, doch treten niemals synapsenartige Kontaktstrukturen auf.

Zwischen den Ausläufern der Muskeln des Perikardialvesikels sind an mehreren Stellen Desmosomen ausgebildet (Abb. 51).

4.4.3 Die Cölomocyten

Als Cölomocyten werden hier große, amöboid frei im Cölomraum bewegliche Zellen bezeichnet, die keinem der cölothelialen Gewebe zugehören (Abb. 18, 65).

Cölomocyten sind nur gelegentlich im Ultradünnschnitt zu finden, da diejenigen, die nicht zwischen den Glomerulusgefäßen oder dem umgebenden Bindegewebe liegen, bei der Präparation verloren gehen.

Diese cytoplasmareichen Zellen besitzen einen fast ovalen Kern und gut ausgebildetes glattes und granuliertes ER, das

wie in den anderen Zellen mit der äußeren Kernmembran in Verbindung steht. Das ER bildet zumindest einen Teil der zahlreichen unterschiedlich elektronenhellen Vesikel. Andere sind eventuell Abkömmlinge eines Golgiapparates, sie ähneln jedenfalls den von NØRREVANG (1965) beschriebenen Golgivesikeln. Kleinere, oft in Reihen nahe der Zellmembran liegende Vesikel sehen wie Pinocytosevesikel aus. Elektronendichte Vesikel und Einschlusskörper sind sehr häufig. Ferritin wird von den Cölomocyten phagocytiert und ist in den Zellen in dunkel erscheinenden Phagocytosevesikeln zu finden. Cölomocyten besitzen eine größere Anzahl von Lysosomen als die anderen Zellen, wahrscheinlich sind einige von ihnen auch Autolysosomen. Oft entsteht auf Grund der Größe der multilamellären Körper der Eindruck, als ob ganze Zellen phagocytiert worden wären. Gelegentlich enthalten solche Körper Kristalle, bei denen es sich eventuell um Viren handeln könnte (Abb. 24, 24 a).

Bei den meisten Cölomocyten, die in engen Spalten zwischen Bindegewebe oder Glomerulusepithel liegen, sind größere Zellfortsätze feststellbar. Cölomocyten, die zwischen die Glomerulusepithelzellen eingedrungen sind, besitzen häufig lange Ausläufer. Sie fallen dort zwischen den Glomerulusepithelzellen sofort durch ihr sehr elektronendichtes Grundplasma auf. Die verschiedensten Übergänge zwischen abgekugelten und sternförmigen Cölomocyten, deren Ausläufer Kontakt mit der Basalmembran haben, konnten in den Anschnitten des Glomerulus gefunden werden.

4.4.4 Die Blutzellen

Die Blutzellen sieht man einzeln oder zu mehreren in den Gefäßanschnitten (Abb. 20, 21, 22, 23). Meistens liegen sie der Basalmembran eng an und könnten dann leicht für ein Endothel gehalten werden, doch ist sehr selten die ganze Basalmembran des Gefäßabschnittes von diesen Zellen bekleidet. In kleineren Lakunen füllen sie oftmals das Lumen völlig aus.

Sie sind kleiner als die Cölomocyten und elektronenheller als diese, scheinen aber auch amöboid beweglich zu sein. Ihre Oberfläche ist unregelmäßig, kurze Ausläufer und Ausläufer sind in den Anschnitten oft erkennbar.

Ihr mäßig elektronenhelles Cytoplasma ist von einem gut ausgebildeten ER durchzogen und mit meist hellen, gehäuft liegenden Vesikeln angefüllt (Abb. 22, 23). Neben relativ dicht mit Ribosomen besetzten Membranen kommen häufig ribosomenarme bzw. ribosomenfreie Abschnitte des ER vor. Letztere sind oft schwer von den teilweise großen, ungleichmäßig geformten Vesikeln zu unterscheiden. Bei den etwas kleineren Vesikeln kann man oftmals sehen, daß sie mit dem ER verbunden sind. Auch die äußere, mit dem ER zusammenhängende, faltig aufgeworfene Kernmembran scheint stets an der Bildung der Vesikel beteiligt zu sein (Abb. 22). Es wurde nie ein Golgiapparat gefunden, dem man eine derartige Vesikelbildung zuschreiben könnte. Mitochondrien mit heller Matrix und ziemlich wenigen Cristae sind gleichmäßig im Cytoplasma verteilt. Lysosomen verschiedener Formen und Größe findet man in jeder Blutzelle, jedoch keine der für die Cölomocyten und Glomerulusepithelzellen typischen großen multivesikulären Körper. Bei Enteropneusten, denen Ferritin in die Dorsalvene injiziert wurde, sind die Blutzellen mit dunklen Phagocytosevesikeln erfüllt (Abb. 23, 23 a). Wie die Cölomocyten besitzen die Blutzellen oft Vakuolen, in denen Kristalle liegen (Abb. 24, 24 a). Der Kern der Blutzellen ist im Verhältnis zum Zelleib groß. Er ist annähernd oval, weist jedenfalls keine tiefen Einfaltungen auf. Lediglich seine äußere Membran ist uneben und zeigt Aussackungen. Das Karyoplasma ist ziemlich hell, mehrere Nucleolusanschnitte sind oftmals zu sehen.

4.4.5 Der Eicheldarm

Im elektronenmikroskopischen Bild erscheint der Eicheldarm keineswegs so strukturarm wie im lichtmikroskopischen. Sein Lumen enthält neben gelegentlich auftretenden Vesikeln und Fibrillen amorph erscheinende Substanz.

Die Wand des mittleren und caudalen Eicheldarmbereichs ist bei *G. minutus* und *B. clavigerus* übereinstimmend aus drei Zellschichten aufgebaut:

1. Längliche, das Lumen begrenzende, polare Zellen
2. Eine mittlere Schicht kleinerer, quaderförmiger Zellen
3. Die sehr großen, hyalinen Zellen der Außenschicht

Im apikalen Bereich des Eicheldarms bestehen geringfügige Unterschiede zwischen den Eicheldärmen der beiden Arten. Bei *G. minutus* wird der dreischichtige Bau bis zur Spitze beibehalten, mit der Einschränkung, daß die mittlere Zellschicht unregelmäßiger und aufglockelter erscheint. Bei *B. clavigerus* bleibt infolge der Aufspaltung des apikalen Eicheldarmlumens nur die Wand zwischen den Lumina und der Basalmembran unverändert dreischichtig. Zum inneren Eicheldarmbereich hin werden die Lumina zwar auch durch die polaren Zellen begrenzt, doch ist die Anordnung der zweiten und dritten Zellschicht hier stark aufgelockert.

Die hyalinen Zellen stellen auf Grund ihrer Größe den Hauptteil der Gewebsmasse dar. Sie werden im Eicheldarmgewebe nirgends von einer Basalmembran begrenzt, sondern sie sind immer entweder einander oder Zellen der zweiten und ersten Schicht benachbart.

Die länglichen polaren Zellen fallen durch die ungleichmäßige Verteilung der Organellen auf (Abb. 47, 48). Zum Eicheldarmlumen hin weisen sie einen Saum langer, auf Leisten stehender Mikrovilli auf, zwischen denen dicht oberhalb der Leisten ein besonders durch Lanthaninkubation gut darstellbarer 'surface-coat' liegt (Abb. 47, 48). Häufig sieht man an der Spitze der Mikrovilli als Vesikelabschnürungen deutbare Struk-

turen. Derartige Strukturen sind immer auf begrenzte Bereiche des Eichelarm-lumenepithels beschränkt und unabhängig vom Fixierungsmittel. Zwischen den Mikrovilli ragen lange Cilien in das Lumen. Ihre zwei schmalen, von apikal nach basal verlaufenden Wurzeln entspringen unmittelbar unter dem zweiten Basalkörper, stehen zueinander in einem Winkel von $25-35^{\circ}$ und reichen fast bis zum basalen Zelldrittel.

Während die Mikrovilli selbst ziemlich hell erscheinen, ist das anschließende Cytoplasma des oberen Zelldrittels elektrodichter. Durch ein stark ausgebildetes glattes und granuliertes ER wird es in viele Kompartimente untergliedert (Abb. 48). In diesem Zellbereich liegt eine beträchtlich größere Anzahl Mitochondrien als sonst in Enteropneustenzellen. Besonders bemerkenswert ist aber auch ihre abweichende Innenstruktur: Sie besitzen verzweigte Cristae, die den Mitochondrieninnenraum unterteilen (Abb. 48). Zwischen den Mitochondrien liegen Granula und Vesikel verschiedener Größe und Elektrodichte. Vor allem kleine, kontrastarme Vesikel liegen dem ER benachbart. Oftmals sind runde bis ovale, durch OsO_4 schwarz kontrastierte Körper von Mitochondriengröße in diesem Bereich der Zellen zu finden; bei ihnen handelt es sich vermutlich um Lipidtropfen. Mikrotubuli und Mikrofilamente verlaufen von apikal nach basal und erreichen auch die basalen zwei Drittel der Zelle.

Im mittleren Drittel der Zelle nimmt sowohl die Elektrodichte des Grundplasmas als auch die Zahl der Zellorganellen in auffälliger Weise ab. Im untersten Drittel liegt oft der Kern; er wird nur von wenig ER umgeben. Mitochondrien sind fast nie in seiner Nähe zu finden. In Objekten, die mit Glutaraldehyd vorfixiert wurden, wirken die basalen Zellbereiche besonders elektronenhell, wie ausgewaschen. Sie sind aber nie von einer großen Vakuole erfüllt, wie es für *Harrimania kupferi* und *Ptychodera flava* beschrieben wurde (WELCH & STORCH 1970). Am besten blieb das Grundcytoplasma dieser Zellen bei einer Fixierung mit OsO_4 Sörensen oder Sabatini-puffer mit

Osmolaritäten zwischen 700-800 mOsmol erhalten.

Die viel kleineren mittleren Zellen besitzen neben einem etwa in der Mitte gelegenen Kern ER und auffällig große Golgi-Körper, die meist in Kernnähe liegen (Abb. 47, 50). Die Mitochondrien, die wie die übrigen Organellen über den ganzen Zelleib verteilt sind, enthalten wenige einfache Cristae genau wie die der übrigen beschriebenen Enteroneustenzellen. Vesikel unterschiedlicher Größe und Elektronentransparenz sind zahlreich. Bei den oft in Bündeln auftretenden Mikrofilamenten ist keine bestimmte Ausrichtung erkennbar.

Die sehr großen basalen Zellen weisen wie im lichtmikroskopischen Präparat helles Grundplasma mit nur wenigen Organellen auf, aber auch hier ist keine Vakuolenbildung feststellbar (Abb. 46, 49). Infolge des Entwässerungsvorganges ist aber das Cytoplasma dieser turgeszenten Zellen oft auf kleine Zonen zusammengeschrumpft.

An die äußere Zellreihe schließt eine Basalmembran an, die genauso aufgebaut ist, wie die anderer Enteroneustenerithelien. An ihren dorsolateralen Verdickungen setzen die Muskelzellen des Perikardialvesikels an. Ventrocaudal verläuft sich die Basalmembran ebenfalls und geht allmählich in das Lichelskelett über.

4.4.6 Der Glomerulus

4.4.6.1 Die Basalmembran

Die Wand der Glomerulus Kapillaren ist eine unterschiedlich dicke zweischichtige Basalmembran, deren granuläre Schicht äußerst dünn ist und sich am besten noch durch Lanthaninkubation darstellen läßt. Die Gesamtdicke beträgt mindestens 40 nm, wovon etwa 1/10 auf die äußere Schicht entfällt. Die genaue Dicke der Basalmembran ist nicht zu bestimmen, da sie infolge der Präparation immer stark gefaltet ist. Dort, wo weder Blutzellen noch nennenswerte Mengen von Blutplasma liegen, sind die Kapillaren vollständig kollabiert und die bei-

den Wände sind optisch nicht mehr zu trennen (Abb. 21, 22).

Ob in die granuläre Schicht feine Fibrillen eingelagert sind, läßt sich nicht sicher entscheiden, da diese den Durchmesser der Granula hätten und die mitunter sichtbare fibrilläre Anordnung ein Fixierungsartefakt sein könnte.

Das netzförmige Fibrillengeflecht der Hauptschicht ist nach Lanthankontrastierung gut erkennbar (Abb. 25). Die für die Filtrationseigenschaften wichtige Größe des Zwischenraums zwischen den Fibrillen läßt sich durch eine solche elektronenmikroskopische Untersuchung nicht bestimmen, da weder die Dicke der Fibrillen in vivo bekannt ist, noch feststellbar ist, ob Schrumpfungen oder Quellungen vorliegen.

Eine dem Kapillarlumen zugekehrte granuläre Schicht ist nur stellenweise vorhanden und besteht vermutlich aus beim Fixierungsvorgang angelagerten Bestandteilen des Blutplasmas. Gelegentlich liegen an oder in der Basalmembran der Lakunen quadratische bis rechteckige Körper mit kristalliner Feinstruktur, wie sie auch mitunter in den Blutzellen zu finden sind.

Für PVP-stabilisiertes Goldsol, das in die Dorsallakune injiziert wurde, ist die Basalmembran des Glomerulus durchlässig. Die genaue Permeationsgeschwindigkeit für diese Substanz konnte nicht bestimmt werden, liegt aber sicher unter einer halben Stunde. Nach dieser Zeit befindet sich das Goldsol größtenteils in den Glomerulusepithelzellen.

4.4.6.2 Die Glomerulusepithelzellen

Die Glomerulusepithelzellen unterscheiden sich von den übrigen Abkömmlingen des Cölomepithels dadurch, daß sie aus einem relativ kleinen, polymorphen Zelleib mit vielen sehr langen, verzweigten Ausläufern bestehen. Der Basalmembran liegen die Glomerulusepithelzellen mit den Enden ihrer Ausläufer an. Da die meisten dieser Ausläufer an ihren peripheren Abschnitten für Podocyten charakteristische Pedizellen ausbilden, werden die Glomerulusepithelzellen als Podocyten bezeichnet, obwohl sie sich in mehreren Merkmalen von den Po-

docyten anderer Tiere unterscheiden.

Viele für die Darstellung von Nierenpodocyten und ähnlich empfindlichen Wirbeltierzellen bewährte Puffer (Cacodylat-, Veronalacetat-, Collidin-, Phosphat-, Permanganatpuffer) (LATTA 1970, 1973 ; REIMER 1967 ; RODEWALD & KARNOVSKY 1974) sind für die Fixierung der Enteropneustenpodocyten ungeeignet. Die meisten Zellstrukturen werden durch eine Fixierung mit OsO_4 in Bichromatpuffer nach DALTON (1955), dessen Osmolarität mit Meersalz eingestellt werden sollte, am besten erhalten. Die optimale Osmolarität des Puffers lag bei 850 bis 900 mOsmol, der pH bei 7,4 bis 7,5 ; auf Abweichungen reagieren die Enteropneustenzellen wie die Gewebe vieler wirbelloser Meerestiere äußerst empfindlich. Der Fixierungsdauer kommt eine vergleichsweise geringere Bedeutung zu, Variationen zwischen einer und zwei Stunden bringen etwa gleiche Resultate. Man kann zusätzlich mit Glutaraldehyd bei gleichem pH und gleicher Osmolarität vorfixieren, wenn man dazu keinen reinen Phosphatpuffer, sondern ein Gemisch von Phosphat- und Carbonatpuffer im Verhältnis 1:1 oder 2:1 verwendet. Bei der Kombination der Fixierungsmittel können eventuell leichte Zellschrumpfungen auftreten, die sich besonders im Bereich der Pedicellen durch Zerreißen der Diaphragmen bemerkbar machen. Außerdem erscheinen die Zellen etwas aufgehellter. Fixierungen mit einem Formaldehyd-Glutaraldehydgemisch bringen keine bessere Strukturhaltung.

Typische Kontaktstrukturen in Form von seitlichen Verzahnungen und Desmosomen zwischen den oberen Zonen der Zellei-
ber und in Form von seitlichen Verzahnungen in den weiter basal gelegenen Zellbereichen und den Ausläufern sind bei allen Glomerulusepithelzellen beider Enteropneustenarten zu finden (Abb. 26, 27).

Der Zelleib der Podocyten ist etwas kleiner als der der freien Cölomocyten und von unregelmäßigem Umriß. Er enthält immer den Kern und zahlreiche Organellen (Abb. 19). Von ihm gehen in mehreren Ebenen Ausläufer unterschiedlicher Länge

und Dicke ab, die zu verschiedenen Gefäßen führen. Oftmals zweigen sich die Ausläufer nach einer kurzen Strecke auf, wobei ihre Äste nicht unbedingt an demselben Kapillarast inserieren müssen. Die Endabschnitte dieser Ausläufer sind im allgemeinen in Pedicellen unterschiedlicher Größe aufgezweigt, die der Basalmembran aufliegen (Abb. 20, 23, 30). Die zwischen den Pedicellen ausgebreiteten Diaphragmen sind erst nach Nachkontrastierung mit Uranylacetat von mindestens 45 Min. gut sichtbar. Wurden die Objekte vor oder nach der Fixierung in Lanthannitrat inkubiert, so erscheinen sie dunkler als bei reiner Uranylkontrastierung. Auch durch alleinige Lanthankontrastierung sind die Diaphragmen darstellbar. Die Diaphragmen sind wahrscheinlich nicht nur zwischen den Pedicellen eines Ausläufers, sondern wie bei der Wirbeltiere zwischen allen benachbarten bzw. ineinandergreifenden Pedicellen ausgebildet. Nicht selten hat man den Eindruck, daß mehrere Diaphragmen übereinanderliegen, doch kann nicht ausgeschlossen werden, daß derartige Bilder entstehen, wenn die Diaphragmafläche leicht gewölbt ist und etwas schräg angeschnitten wird. Die quer und tangential angeschnittenen Diaphragmen (Abb. 37, 37 a) zeigen eine desmosomenartige Struktur. Auf Abbildung 37 a kann man erkennen, daß die Diaphragmen leicht zerreißen, offenbar eine Folge der Schrumpfung beim Fixierungs- und Einbettungsvorgang.

Die Schwierigkeit der Lanthankontrastierung liegt darin, daß La^{3+} mit den bei Enteropneustenpodocyten bewährten Fixierungspuffern reagiert. Daher kann die Kontrastierung nicht wie üblich während der OsO_4 -Fixierung durchgeführt werden. Doch Inkubation mit La^{3+4} in Collidin-Sucrosepuffer sowohl zwischen Glutaraldehyd und OsO_4 -Fixierung als auch nach der OsO_4 -Fixierung liefert befriedigende Ergebnisse.

Außer den pedicellentragenden Ausläufern besitzen die Podocyten noch dicke Ausläufer, deren ausgelappte Enden unter Bildung von Hemidesmosomen der Basalmembran der Kapillaren

anhaften. In ihnen sind meistens besonders starke Filamentbündel zu finden (Abb. 31). Vermutlich reichen alle Filamente bis zu den Hemidesmosomen.

Im Zelleib und auch in den Ausläufern und Pedicellen sieht man stets ein gut entwickeltes glattes und granuliertes ER. Eine Verbindung des ER mit der Kernmembran ist häufig feststellbar (Abb. 29).

Der Golgiapparat ist meistens ziemlich klein und befindet sich fast immer in Kernnähe (Abb. 35), manchmal sieht es so aus, als ob seine Membranen von der äußeren Kernmembran gebildet würden. Auffallend ist die besonders enge Stapelung der Golgizisternen, deren Inhalt oft elektronendichter als das umgebende Cytoplasma ist. An seinen Seiten liegen Vesikel von unterschiedlicher Größe mit elektronenhellen Innenraum.

Die Podocyten besitzen mehrere multilamelläre Körper von unterschiedlicher Größe und Gestalt (Abb. 28, 28 a, 19). Besonders große Myelinfiguren liegen vielfach in kernnähe. In manchen dieser multilamellären Körper ist der Nachweis saurer Phosphatase nach GOMORI möglich. Im Cytoplasma sind viele dunkle Granula eingelagert, die teilweise zu großen, granulären Einschlusskörpern zusammentreten. Auch Lipidtröpfchen sind vereinzelt zu sehen. Polysomen befinden sich vor allem in Kernnähe. In manchen Podocyten sind kleine elektronenhelle Vesikel im Plasma in auf die Cytoplasmamembran gerichteten Reihen zu sehen (Abb. 27). Bei ihnen kann es sich sowohl um Pino- als auch um Exocytosevesikel handeln. Da sie auch manchmal durch Alcianblau kontrastiert werden, genau wie eine oft der Zelle aufgelagerte Schicht, ist anzunehmen, daß einige von ihnen Exocytosevesikel sind, die die bei den Enteropneusten weit verbreiteten Mucopolysaccharide enthalten.

Jede Podocyte, auch die der basalen Glomerulusregionen, besitzt eine Cilie (Abb. 35). Diese Cilie, die immer die charakteristische $9 \times 2 + 2$ Struktur aufweist, ist lang und schmal und ragt in die engen Spalten zwischen den Glomeru-

lusepithelzellen bzw. zwischen diesen und den Hüllzellen. Sie entspringt einer kleinen, becherförmigen Vertiefung der Zelloberfläche. Die Dicke der Cilie bleibt über die ganze Länge gleich. Etwa in halber Höhe des Bechers liegt der erste ziemlich kurze Basalkörper. Die Außentubuli sind noch gut zu erkennen, wogegen die beiden Innentubuli in diesem Basalkörper oder kurz darunter zu enden scheinen. Jedenfalls erreichen letztere nie den etwas tiefer im Zelleib gelegenen 2. Basalkörper. Im 2. Basalkörper entspringt in einem Winkel von $60-90^{\circ}$ zur Längsachse des Basalkörpers eine einfache, quergestreifte Cilienwurzel (Abb. 36). Sie läuft meistens in die Richtung vom Kern weg oder verläuft parallel zu ihm, läuft aber nie auf ihn zu. Die Cilienwurzeln der Podocyten sind breiter aber viel kürzer als die der Eichel darmzellen. Im Längsschnitt durch eine Cilie - der Basalkörper ist quer getroffen - sieht man auf der der Wurzel entgegengesetzten Seite einen kleinen, offenbar filamentären Dorn. Sowohl von der Wurzel als auch vom Dorn entspringen einzelne Filamente, die sich ins Cytoplasma hinein erstrecken und oftmals an den Desmosomen enden. Weitere Filamente und Mikrotubuli haben ihren Ursprung im 2. Basalkörper der Cilie und durchziehen sowohl den Zelleib als auch die Ausläufer. Meistens liegen sie mehr oder minder deutlich gebündelt. Während die Filamentanordnung bei *G. minutus* und *B. clavigerus* deutlich erkennbar ist, findet man bei *G. minutus* zusätzlich eine für diese Art charakteristische Kern-Cilien-Verbindung. Vom 2. Basalkörper erstrecken sich Mikrotubuli und Filamente bis zum Kern, wobei sie von ER, multivesikulären Körpern und Golgi-vesikeln umgeben sind (Abb. 32).

In der Mehrzahl der Zellen zeigt der Kern Einfaltungen, in denen sich Mitochondrien und einige Vesikel befinden und in die die vom Basalkörper kommenden Filamente und Tubuli hineinragen: Am Grunde der Einfaltungen sind innere und äußere Kernmembran nicht mehr differenzierbar; sie erscheinen partiell aufgelöst und mit den Enden der Mikrotubuli verbunden.

Ist nur eine Einbuchtung vorhanden, so kann diese entweder als mehr oder minder flache Vertiefung oder als tiefer, fast durchgehender Einschnitt ausgeprägt sein. In diesem Fall inseriert der Hauptteil der Tubuli und Filamente am Boden der Einfaltung. Eine andere Gruppe von Filamenten und Tubuli tritt auf der gegenüberliegenden ungelappten Seite des Kerns mit dessen Membran in Kontakt, ihr Verlauf läßt sich nur ungenau verfolgen. Einige Filamente und Tubuli setzen auch an den Seiten des Kerns an. Sie sind im allgemeinen mit jenem Tubuli-Filament-System, das in die Ausläufer zieht, gemeinsame Bündel (Abb. 30, 33, 33 a).

Eindeutiger wird das Bild in den Fällen, in denen der Kern hantelförmig eingeschnürt ist (Abb. 32). Hier tritt ein Teil der Mikrofilamente und Mikrotubuli in die ringförmige Vertiefung ein. Weitere Bündel durchziehen das Cytoplasma im Bereich der Einschnürung. Es kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob sie die Kernbrücke ringförmig umschließen oder lediglich an der entgegengesetzten Seite die Kernmembran erreichen. An den beiden Kernhälften inserieren sowohl in der Nähe der Einbuchtung als auch auf begrenzten Flächen der Kernenden bündelweise Filamente (Abb. 33, 34). Diese Bilder erwecken den Eindruck einer fortschreitenden Durchschnürung und Auseinanderziehung des Kerns. Sehr selten dagegen sind Schnitte, auf denen eine der Kernvertiefung folgende Einschnürung der Zelle zu sehen ist. Aus der Kernregion erstreckt sich das Tubuli-Filament-System auch in die Ausläufer und Pedicellen, wobei nicht bekannt ist, ob es sich um Filamente handelt, die von der Kernmembran ausgehen.

Der Kern besteht aus meist aufgelockert aussehendem Chromatin, das in einem mäßig elektronendichten Karyoplasma liegt. Nur gelegentlich werden größere Chromatinanhäufungen gefunden. Die meisten Kerne enthalten ein oder mehrere Nucleoli. Die äußere Kernmembran ist unregelmäßig ausgewölbt, geht teilweise in andere Membransysteme über und scheint auch stellenweise kleinere Vesikel zu bilden. Die innere Kernmembran er-

scheint glatt. Kernporen sind ziemlich selten zu sehen.

Bei Exemplaren von *G. minutus*, denen PVP stabilisiertes Goldsol injiziert wurde, konnte diese Substanz, wie bereits berichtet, die Basalmembran der Glomeruluskapillaren passieren. Es spricht jedoch kein einziger Befund dafür, daß sie auch durch die Diaphragmen gelangte. Zwar können nur ab und zu Goldsolpartikel zwischen Basalmembran und Diaphragmen beobachtet werden, doch liegen niemals derartige Partikel im Interzellularraum zwischen den Pedicellen jenseits der Diaphragmen (Abb. 40, 41). Stattdessen aber sind in den Pedicellen, den Ausläufern, dem Zelleib, ja sogar gelegentlich in den Kernen Goldsolgranula von verschiedener Größe zu finden (Abb. 38, 39, 40, 41). Es scheint eine positive Korrelation zwischen der Länge der Zeitspanne vom Filtrationsbeginn bis zur Präparation und der Menge an Partikeln im Cytoplasma und vor allem im Kern zu bestehen. Dagegen ist keine Abhängigkeit der Größe der Partikel von der Filtrationszeit oder der Fixierungsdauer erkennbar.

4.4.6.3 Die Hüllzellen

Die um den Glomerulus liegende Schicht amorpher, lichtmikroskopisch schwach anfärbbar erscheinender Zellen, deren Anordnung stellenweise mehr epithelartig, manchmal mehr bindegewebsähnlich ist, wird ihrer Lage wegen als Hüllzellschicht bezeichnet. Elektronenmikroskopisch stellt sich dieses Gewebe als locker zusammenhängende Schicht organellarmer Zellen dar (Abb. 18). Dem Zusammenhalt dienen die seitlichen Zellverzahnungen, die allerdings nur schwach ausgebildet sind. Desmosomen konnten nirgends festgestellt werden. Dort, wo im Schnittpräparat kein Kontakt zwischen den Zellen zu bestehen scheint, ja sogar Räume zwischen den Zellgruppen auftreten, liegen die im REM sichtbaren Spalten. Zu den Glomerulusepithelzellen besitzen die Hüllzellen keine Kontaktstrukturen, oft sind sogar breite Spalten zwischen den beiden Epithelien festzustellen.

Charakteristisch für die Hüllzellen ist ihr sehr elektronen-

helles Grundcytoplasma , in dem wenig glattes ER und nur wenige Mitochondrien liegen. Vereinzelt treten in dem Gewebe phagosomen- und autolysosomenähnliche, multilamelläre Zeileinschlüsse, sowie partielle Anhäufungen von Vesikeln auf. Typische Pino- und/oder Exocytosevesikel können vereinzelt gefunden werden, sind aber keinesfalls in bedeutender Anzahl vorhanden. Die Lage des ovalen, ziemlich kleinen Kerns scheint nicht auf eine bestimmte Zellregion beschränkt zu sein. Zwischen den Hüllzellen und in den etwas breiteren Spalten findet man häufig Cölomocyten.

4.4.7 Die Cölomepithelien

Das Eichelcölom ist im apikalen Bereich überwiegend von epithelialen Muskelzellen mit oft sehr langen Ausläufern ausgefüllt, zwischen denen Cölomocyten frei beweglich sind.

Etwa ab der Spitze der Eichelorgane bis nach caudal dagegen findet man eine Vielzahl von Zelltypen, die zusammen mit der Basalmembran den größten Teil des Raumes einnehmen und nur ein Labyrinth schmaler Cölomspalten übrig lassen. Es ist dies der Bereich, der von SPENGEL(1893) als chondroides Gewebe bezeichnet wird, auf Grund der Feinstruktur der Zellen erscheint jedoch die Bezeichnung unkorrekt.

Einen großen Teil dieses Cölomraumes nehmen die vielen unterschiedlich dicken Lagen der Basalmembran ein. Teilweise stellen sie die Wände der Blutlakunen dar, die vor allem zwischen den Eichelorganen und der visceralen Cölomwand, sowie dem Ektoderm und der parietalen Cölomwand kapillare Netze bilden.

In den meisten Fällen liegen der Basalmembran verschiedene Zellen an (Abb. 59, 60). Gelegentlich allerdings verläuft sie über kürzere Strecken durch fast zellfreie Zonen (Abb. 62). Nur wenige Zellausläufer, vermutlich von Cölomocyten, treten dort an sie heran, auch in ihrer mittleren Schicht sind Zellausläufer eingeschlossen. Auffällig ist, daß im Eichelcölom die Basalmembranen immer nach beiden Seiten hin durch

die schmale granuläre Zone begrenzt sind, also vermutlich von zwei Seiten gebildet wurden und die zwischen den Fibrillen liegenden Zellausläufer nur Einschlüsse sind. Oft findet man aber auch größere Zellanschnitte zwischen fibrillärer und granulärer Zone, die den Eindruck vermitteln, daß hier Zellen die Basalmembran durchqueren bzw. in sie eingedrungen sind (Abb. 60). Derartige Zellausläufer enthalten nur ER und Vesikel, gelegentlich Mikrotubuli und vereinzelte elektrodichtete Granula.

Vielfach liegen der Basalmembran Muskelzellen an, die sich im Feinbau nicht von denen der Perikardialvesikels unterscheiden, deren Ausläufer aber meistens länger sind und keine Desmosomen zwischen einander ausbilden. In vielen Anschnitten sieht man, daß die Zelleiber mit Hemidesmosomen der Basalmembran aufsitzen.

Auffallend sind vereinzelt auftretende Zeilen, deren Zelleib wie der der übrigen Cölomepithelzellen aussieht, die aber einzelne sehr lange Ausläufer besitzen, welche oft am Ende spiralgig eingedreht erscheinen (Abb. 62). In diesen Ausläufern findet man feine Filamente, hin und wieder in Verbreiterungen auch Granula und Mitochondrien.

Der Hauptteil der Cölomepithelien besteht aus wenig spezialisiert wirkenden Cöllothelzellen. Man kann polare und apolare Cöllothelzellen unterscheiden. Die apolaren Cölomepithelzellen (Abb. 59, 60) sind von sehr unterschiedlicher Gestalt und Größe. Sie bilden im gesamten Eichelcölom den Hauptteil aller Cöllothelzellen und sind wohl auch häufiger als die Cölomocyten. Eine Schwierigkeit besteht darin, die apolaren Cöllothelzellen von den Zellkörpern der oft benachbarten Muskelzellen zu unterscheiden; im allgemeinen erscheinen die Cöllothelzellen stärker ausgelappt und bilden keine Hemidesmosomen zur Basalmembran hin aus. Trotz einer gewissen Ähnlichkeit mit freien Cölomocyten kann man sie dadurch von diesen abgrenzen, daß sie viele und größere Kontaktflächen zur Basalmembran haben und dort eine Anreicherung von meist elektronenhellen

Vesikeln zeigen (Abb. 60). in den meisten Fällen ist ihr Grundcytoplasma auch elektronenheller als das der Cölomocyten. Ihr Organellenreichtum gleicht dem der im folgenden beschriebenen polaren Cöllothelzellen, nur besitzen sie außerdem oft noch eine Cilie.

Die polaren Cöllothelzellen (Abb. 59) zeigen sehr unterschiedliche, stets unsymmetrische Formen. Allen ist ein bemerkenswerter Vesikelreichtum eigen, wobei Vesikel unterschiedlicher Größe und Elektronendichte nebeneinander auftreten. Die Mitochondrien dieser Zellen ähneln meistens denen der Podocyten, vereinzelt findet man auch solche mit verzweigten Cristae, ähnlich denen der inneren Eicheldarmzellen. Oft liegen die Mitochondrien in größerer Anzahl zusammen. Sowohl glattes als auch granuliertes ER ist in den meisten Cöllothelzellen stark ausgebildet. Golgiapparate hingegen treten nur in wenigen Zellen auf. Einige Cöllothelzellen besitzen Glykogengranula, jedoch nie in so großer Menge, daß sie als Speicherzellen anzusehen wären. Multilamelläre Körper und Phagosomen sind in den meisten Cöllothelzellen vorhanden. Der Kern ist fast immer annähernd oval mit etwas unebener Oberfläche, polymorphe Kerne treten nur selten auf.

Zu den Cölomspalten hin - in ihrem apikalen Bereich - zeigen die polaren Cöllothelzellen eine noch unregelmäßiger geformte Oberfläche als die apolaren; nicht selten ist die apikale Zellregion geradezu als zerklüftet anzusprechen (Abb. 61). Von einigen dieser Zellen werden Mikrovilli ausgebildet (Abb. 59), allerdings nehmen diese nie die Form eines echten Bürstensaums an. Die basale Zellregion zeigt zahlreiche Einfaltungen und Verzahnungen von unterschiedlicher Größe (Abb. 63). In diesen Zellausbuchtungen liegen oft kleine multilamelläre Körper, Vesikel und Mitochondrien. Filamente sind auf die breiteren basalen Äste beschränkt.

Neben den verschiedenen organellreichen Cöllothelzellen treten besonders in der Nähe größerer Blutlakunen, aber auch zwischen den übrigen Cöllothelzellen organellarme, meist elek-

tronenhell erscheinende Epithelzellen auf, die wie chordoiden Zellen aussehen und wahrscheinlich als Stützzellen zu deuten sind. Sie ähneln weitgehend den um den Glomerulus liegenden Hüllzellen.

Unregelmäßig im Cölothel verteilt, zumeist zu mehreren benachbart, findet man kleine bis mittelgroße Zellen, die mit dunklen Granula erfüllt sind und darin teilweise neurosekretorischen Zellen ähneln (Abb. 64) (vgl. BARGMANN & BEHRENS 1963).

In der Nähe des Eichelporus verbreitern sich die Cölomspalten und treten schließlich zum Eichelkanal zusammen, dessen Wand zunächst mit apolaren, häufig cilientragenden Cölothelzellen besetzt ist. Er endet schließlich im Eichelporus, dessen Epithel, wohl eingewachsen aus dem Ektoderm, den von NØRREVANG (1964, 1965 a,b) beschriebenen Zellen der Eicheloberfläche entspricht.

4.5 Lebendbeobachtungen

4.5.1 Adaptation an verringerte Osmolarität

In der Anpassungsaktivität von *B. clavigerus* an allmählich verringerte Osmolarität konnte zwischen den Tieren mit intakter Eichel und jenen, denen der Glomerulus entfernt worden war, kein wesentlicher Unterschied festgestellt werden.

Eine Schwellung der Tiere war nicht festzustellen. Lediglich im Verhalten waren kleine Unterschiede zu beobachten: Die im Brackwasser gehaltenen Tiere bewegten sich stärker als die im Meerwasser. Besonders auffallend waren bei ersten Kontraktionswellen der Eichel. Bei den Tieren mit intakter Eichel liefen die Kontraktionen völlig gleichmäßig und kontinuierlich über die Eichelwand. Dabei nahm die Frequenz der Kontraktionen zunächst ständig zu, sie stieg zuerst auf das sechsfache des Ausgangswertes, fiel dann wieder und blieb schließlich bei ungefähr dem doppelten Ausgangswertes konstant. Die Fortpflanzungsdauer einer Kontraktion

von der Eichelspitze bis zum Eichelhals betrug im Endzustand etwa eine Sekunde. Tiere mit geöffneter Eichel zeigten nur unrrhythmische Kontraktionen.

An den am Ende des Versuchs herauspräparierten Eichelorganen waren elektronenmikroskopisch keine Veränderungen nachweisbar.

4.5.2 Volumenregulation

Bei den 18 einem osmotischen Schock ausgesetzten Balanoglossusexemplaren unterschieden sich die Tiere mit und ohne Glomerulus nur wenig in ihren Anfangsreaktionen, vielmehr dagegen in dem Niveau, auf das sie sich schließlich einstellten (vgl. Tabelle)

Sämtliche bei 830 mOsmol gehaltenen Kontrolltiere nehmen etwas an Gewicht ab, wobei die Werte der glomerulusektomierten Tiere schließlich unter denen der Tiere mit Glomerulus lagen. Die Gewichtsabnahmen sind auf Kottausscheidung und Schleimabgabe zurückzuführen, im Fall größerer Veränderungen auch auf Verlust von Körpersubstanz. Letzteres Phänomen tritt in sämtlichen Medien bei den glomerulusektomierten Tieren häufiger und mit größeren Schadenswirkungen ein als bei intakten Tieren.

Während sich das Gewicht der in Meerwasser von 540 mOsmol gesetzten Tiere mit Glomerulus nur um höchstens 29% erhöht und dann allmählich wieder in die Nähe des Ausgangswertes zurückreguliert wurde, steigt das Gewicht bei einem Exemplar

der glomerulusektomierten Tiere maximal um 97%, wird bei diesem Tier dann wieder etwas gesenkt, bleibt allerdings viel höher als das Ausgangsgewicht. Das zweite Tier dieser Gruppe nimmt bis zum Versuchsende leicht an Gewicht zu, wobei es jedoch noch unter dem Niveau des ersten Tieres bleibt. Dasjenige Exemplar, das sich fast wie die intakten Tiere zu verhalten scheint, zerfällt vor Versuchsende so weitgehend, daß es als tot zu bezeichnen ist (s.u.).

Bei den in höher konzentriertes Meerwasser überführten Enteropeusten ist sowohl bei den Tieren mit als auch bei denen

ohne Glomerulus eine Volumenabnahme erkennbar, die aber bei ersteren nur wenig unter der der Kontrolltiere liegt. Bei den Tieren ohne Glomerulus fällt das Gewicht in einem Fall um maximal 57% ab. Eine Art steady state wird bei den überlebenden glomerulusfreien Tieren bei Versuchsende annähernd erreicht, die Geschwindigkeit der Gewichtsabnahme ist jedoch bereits nach etwa drei Stunden merklich verringert.

Die Entscheidung, ab wann ein Enteropneust tot ist, ist schwer zu treffen, da sich oft größere Gewebestücke ablösen, die mehrere Tage herumkriechen und bei *G. minutus* zum Teil regenerieren können (vgl. PACKARD 1968). Dabei kann es dazu kommen, daß der größte Teil des Tieres zerfallen ist und nur noch caudale Eichelregion, Kragen und Teile der Kiemenregion "zusammenhängend leben".

B. clavigerus zeigt eine viel geringere Regenerationsfähigkeit als *Glossobalanus*. Bei Verletzungen tritt aus dem Tier körperlzellenhaltige Flüssigkeit aus, die sich anfangs rotviolett, später rotbraun färbt und mit Stärke einen positiven Jod-Stärke-Nachweis ergibt.

4.5.3 Phagocytoseaktivität

An isolierten Cölomocyten von *Balanoglossus* konnte im Phasenkontrastmikroskop beobachtet werden, daß sie zwar Ferritin, nicht aber Tusche und Kohlestaub phagocytierten.

4.5.4 Filtration von Lissamingrün

Injiziert man *Glossobalanus* und *Balanoglossus* mit Lissamingrün gefärbtes Meerwasser in die Dorsallakune des Rumpfes, so kann man nach Öffnen der Eichel den Filtrationsvorgang am Eichelglomerulus beobachten.

Auf die Injektion reagiert der Enteropneust zunächst mit Verschuß der Dorsallakune (vermutlich durch Kontraktion der Lakunenwand). Nach dem Öffnen der Eichel kommt es zu einem Stillstand der Kontraktionen des Perikardialvesikels, der meistens 15-30 Min. andauert. Erst nachdem das Perikardialvesikel 1-2 Min. mit einer Kontraktionsfrequenz von etwa 1/2

Schlag pro Sekunde pulsiert hat, kann man den Abfluß der gefärbten Lösung in der Dorsallakune in Richtung Eichel beobachten. Einige Minuten später färbt sich der Glomerulus grün und sehr bald ist er von einer grünen Flüssigkeit umgeben, bei der es sich offenbar um das Filtrat handelt. Ein Ausströmen des grünen Filtrats wie beim Nierenglomerulus (STEINHAUSEN 1965)¹ kann nicht beobachtet werden. Auch nachdem die Glomeruluskapillaren entfärbt sind, was nur nach Abreißen der Hüllzellen feststellbar ist, bleibt in ihrer Umgebung der grüne Farbstoff noch mindestens 5 Min. sichtbar. Injiziert man die Lissamingrünlösung in Tiere, denen die Eichelorgane entfernt wurden, beobachtet man, daß nach 20-30 Min. die Farbstofflösung nach vorn transportiert wird und sich allmählich in den Kapillaren des Kragens und Eichelhalses verteilt.

¹ Film des IWF

5. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE : DIE EICHEL ALS EXKRETIIONSORGAN

5.1 Exkretionsvorgänge in der Ei- chel: Beobachtungen, Voraus- setzungen und Bedingungen

Seit der Beschreibung der Histologie der Enteropneusten (BATESON 1885, 1886 a,b ; KOEHLER 1886 ; SPENGEL 1893 ; WILLEY 1893, 1897, 1898 a,b) wird der Glomerulus dieser Tiere von zahlreichen Autoren (BARRINGTON 1965 ; DAWYDOFF 1948 ; HYMAN 1959 ; SPENGEL 1893, 1907 ; VAN DER HORST 1939) für ein Exkretionsorgan gehalten. Diese Deutung wurde anfangs von manchen Forschern angezweifelt. BATESON (1884, 1885) z.B. hielt den Glomerulus für eine innere Drüse, während SPENGEL(1884) zunächst geglaubt hatte, daß es sich um eine innere Kieme handeln könnte.

Die Bezeichnung Glomerulus wurde von SPENGEL (1893) geprägt, nachdem er sich von der Vorstellung, es handele sich um eine innere Kieme, gelöst hatte und sich den Vermutungen von BATESON (1885, 1886) und SCHIMKEWITSCH (1888) anschloß, der Glomerulus könne etwas mit "Exkretion" zu tun haben. BATESON hielt den Glomerulus für eine Drüse ("proboscis gland"), war sich allerdings in der Deutung der Funktion dieser Drüse unsicher. Noch 1886 (a) schrieb er : "The nature of these glands is entirely obscure. These yellow granules¹⁾ occur amongst nearly all the mesoblastic tissues. They may, perhaps, be excretory . . ." Aus diesen Sätzen läßt sich entnehmen, daß BATESON den Glomerulus der Enteropneusten eigentlich nur in dem Sinne als mögliches Exkretionsorgan verstand, wie etwa Exkretionsfunktionen von Cölomocyten der Oligochaeten zu erwarten sind.

¹⁾ Diese fand er in den Glomerulusepithelzellen

Auch SPENGEL (1893) beschreibt bei *G. minutus* und *G. elongatus* Glomerulusepithelzellen, die gelblich aussehen und "stark färbbar" sind, diese Eigenschaften dieser Zellen reichen ihm jedoch nicht als Beweis für die exkretorische Tätigkeit des Glomerulus. Seine Annahme einer Exkretionsfunktion beruht vielmehr darauf, daß eine gewisse grobe Ähnlichkeit mit den Glomeruli der Wirbeltiernieren insoweit besteht, als es sich in beiden Fällen um kapillare Aufzweigungen von Arterien handelt, die von cölomatischem Epithel bekleidet sind. Weiter geht die morphologische und histologische Ähnlichkeit allerdings nicht.

Während der Enteropneustenglomerulus von blinden, untereinander anastomosierenden Aussackungen der wenigen kurzen Glomeruluskapillaren gebildet wird, besteht ein Glomerulus der Wirbeltierniere aus vielen, ziemlich langen Kapillarschleifen, die durch Aufspaltung der Arteria^{u¹a} afferens entstehen und zur Arteria^{u¹e} efferens wieder zusammentreten (BARGMANN 1932 ; ELLIAS 1957 ; WILLIS et al. 1964 ; YAMADA 1955). Anastomosen zwischen seinen Kapillaren wurden nicht festgestellt (BARGMANN 1932, 1967). Eine "Arteria afferens" ist beim Enteropneustenglomerulus nicht vorhanden, da er unmittelbar hinter der Zentrallakune liegt; in dem Bereich, wo seine Kapillaren wieder zusammentreten, sind mehrere Lakunensysteme ausgebildet, aus denen dann paarig die Kragen-Rumpf-Arterie und die zwei Eichelarterien entspringen.

Weiterhin unterscheiden sich die Kapillaren der beiden Glomerulustypen durch Vorhandensein bzw. Fehlen des Endothels und durch die Form des Epithels. Während man beim Nierenglomerulus durchaus Podocyten lichtmikroskopisch erkennen kann (BARGMANN 1932), scheint der Enteropneustenglomerulus, wie er auch von SPENGEL (1893, 1907) beschrieben und abgebildet wurde, eher aus einer dichten Schicht unregelmäßig geformter Zellen zu bestehen. Netze von Blutkapillaren, denen auf Grund der Anastomosen der Enteropneustenglomerulus ähnlicher ist als

den Nierenglomeruli, findet man bei vielen Tieren in Organen, wo reger Stoffaustausch stattfindet ; sie deuten daher noch keinesfalls auf Exkretionsvorgänge hin (vgl. Abb. 2 a,b,c). Auch das rasterelektronenmikroskopische Bild des Eichelglomerulus unterscheidet sich weitgehend von dem der Nierenglomeruli (BUSS 1970 ; HORNYCH et al. 1972). Während bei Nierenpodocyten die Ausläufer einigermaßen übersichtlich verlaufen, bilden die wesentlich schlankeren, längeren Ausläufer der Eichelglomeruluspodocyten ein wild verästeltes Netz. Auch die bei Nieren gut darstellbaren Verzahnungen der Pedicellen sind auf Grund ihrer Kleinheit und Lage beim Eichelglomerulus nur selten zu sehen.

SPENGEL war sich der großen Unterschiede von Nieren- und Eichelglomerulus durchaus bewußt und wollte daher seine Annahme einer Konvergenz eher als Hypothese verstanden wissen. Nachdem aber diesem Organ der Name Glomerulus gegeben worden war, wurde diese Problematik zugunsten einer scheinbaren Deutung von den späteren Autoren (BARRINGTON 1965 ; DAWYDOFF 1948 ; HARMER 1910 ; HYMAN 1959) verdrängt. Lediglich VAN DER HORST (1939) hat eine etwas abweichende, aber nicht grundsätzlich verschiedene Hypothese entwickelt: "Soviel darüber bekannt ist, zeigt das Epithel, das die Glomerulusgefäße bedeckt, nichts, was auf eine exkretorische Funktion hinweisen kann ; vielleicht dient der Glomerulus nur dazu, das überflüssige Wasser aus dem Blut auszuschcheiden, welches bei der Streckung der Eichel eine weitere Rolle spielt." Ohne es so zu benennen nimmt VAN DER HORST also Filtrationsprozesse im Glomerulus an. Seiner Annahme, daß vom Glomerulus ausgeschiedene Wasser bei der Streckung der Eichel von Bedeutung ist, widersprechen folgende Befunde:

1. Die Glomerulusoberfläche ist im Vergleich zum Eichelcölomvolumen sehr gering, es müßten sehr große Wassermengen pro Zeiteinheit filtrierte werden.
2. Aus Beobachtungen der langsamen Filtration von Lissamin-grün läßt sich abschätzen, daß die Wasserausscheidung

durch den Glomerulus um mehrere Zehnerpotenzen geringer ist als das gut zu beobachtende Einstrudeln von Meerwasser mit Hilfe der Cilien des Eichelporus, daß sie für die Streckung der Eichel keine Rolle spielt.

Wenn eine Filtration stattfindet, so bedeutet das, daß Wasser ausgeschieden wird und mit diesem die gelösten Substanzen bis zu einer bestimmten Molekülgröße, wobei Unterschiede bei verschiedenen Tierarten hinsichtlich der Molekülgröße auftreten können. Somit würde auch VAN DER HORST einen Filtrationsvorgang ähnlich wie im Nierenglomerulus anerkennen. Solange die genaue Blutzusammensetzung der Enteropneusten nicht bekannt ist, kann nichts darüber ausgesagt werden, ob durch den Glomerulus tatsächlich "überflüssiges" Wasser ausgeschieden wird, oder ob unter Normalbedingungen nicht gerade Wasser reabsorbiert werden muß.

Die Untersuchung der Volumenregulation von *B. clavigerus* kann nur begrenzt erstere Annahme unterstützen. Zweifellos unterscheiden sich in dieser Fähigkeit die Tiere mit und ohne Glomerulus auffallend ; in den beiden Medien mit veränderter Osmolarität regulieren sie ihr Volumen auf unterschiedlichem Niveau ein. Ob dabei allerdings der osmotische Wert der Cölomflüssigkeit verändert wird, konnte mangels Tiermaterial leider nicht bestimmt werden. Wie der Regulationsvorgang bei glomerulusektomierten Tieren zu erklären ist, bleibt fraglich. Möglicherweise ist der Glomerulus nicht das einzige Organ, an dem Wasser ausgeschieden werden kann, sondern die Kiemen haben zusätzlich ähnliche Funktionen. Außerdem kann die Volumenregulation dadurch ermöglicht werden, daß die Tiere Flüssigkeit aus dem Rumpfcölom über das Kragencölom ausscheiden, bzw. umgekehrt Meerwasser aufnehmen, da die beiden Cölomabschnitte durch schmale Kanäle miteinander verbunden sind (SPENGEL 1884, 1893, 1907 ; VAN DER HORST 1930, 1939). Das gleiche Problem ergäbe sich, wollte man die Art der Osmoregulation untersuchen. Auch die Beeinflussung der Versuchsergebnisse durch Verletzungseffekte ist nicht abzuschätzen. Da der

Wasseraustausch langsam erfolgt, dürfte er nicht der Grund für die zwischen 1,5 und 2% liegenden Wägefehler sein. Diese beruhen wahrscheinlich weitgehend auf unterschiedlicher Füllung der Eichel und des Kragens.

Bei *G. minutus* war das Vorhandensein oder Fehlen des Glomerulus ohne Einfluß auf ihre Unfähigkeit in entsprechend veränderten osmotischem Milieu zu überleben. Zwar war bei beiden Arten eine statistische Absicherung der Aussagen wegen zu geringer Tierzahl nicht möglich, doch ist zumindest die Tendenz erkennbar.

Der Befund, daß der Glomerulus im lichtmikroskopischen Schnittpräparat bei *G. minutus* von einer dünnen, bei *B. clavigerus* von einer mehrzelligen Schicht lockeren Bindegewebes bedeckt ist, entspricht weit weniger der Vorstellung von einem Exkretionsorgan als eher der von einer innersekretorischen Drüse. Man muß deshalb erwarten, daß das Filtrat durch diese Deckzellen stark am Abfließen gehindert wird. Eine derart widersinnig erscheinende Umhüllung ist bisher bei keiner anderen glomerulären Nierenstruktur beschrieben worden. Ein wirklich naheliegender Hinweis auf seine Filtrationsfunktion ist die Lage des Eichelglomerulus unmittelbar hinter einem blutdruckerzeugenden Organ, dem Perikardialvesikel mit der Zentral-lakune. Im Falle einer innersekretorischen Drüse wäre diese Lage mehr von Nachteil als von Vorteil für ihr Funktionieren. Über den Blutdruck im gesamten Tier einschließlich der Glomeruluskapillaren ist nichts bekannt, wohl hauptsächlich wegen der technischen Schwierigkeiten einer Blutdruckmessung in den farblosen, dünnen Lakunen. In den winzigen Glomeruluskapillaren dürfte eine solche Messung unmöglich sein. Man muß annehmen, daß der Blutdruck zeitlich und auch lokal schwankt, da alle Lakunen durch die umgebenden Muskelzellen wahrscheinlich unabhängig voneinander kontrahiert werden können. Vergleichsmessungen von venösem Blutdruck in der dorsallakune und arteriellem in der Ventrallakune - dies sind die am lebenden Tier überhaupt ungefähr lokalisierbaren Gefäße - würden daher vermutlich keinerlei Aufschluß über die Druckverhält-

nisse im Glomerulus geben. Daß der Blutstrom auch ohne die Antriebstätigkeit der Zentrallakune durch entsprechend koordinierte Kontraktion der einzelnen Körperlakunen in Gang gehalten werden kann, ist durch Injektion von Lissamingrün in die Dorsalvene eichelamputierter Tiere nachgewiesen worden. Betrachtet man das Größenverhältnis von Zentrallakune zum Gesamtkreislaufsystem, die Kontraktilität aller Gefäße und die dadurch bedingte Fähigkeit, den Kreislauf auch ohne "Herz" in Gang zu halten, so wird klar, daß dem Eichelherzen keinesfalls die gleiche Bedeutung zukommt wie dem Wirbeltierherzen. Im Versuch fiel außerdem auf, daß das Perikardialvesikel nur sporadisch pumpte. Ob das zeitweilige Aussetzen des Herzschlages auf die experimentellen Eingriffe zurückzuführen ist, bleibt ungeklärt.

Ohnehin ist zu erwarten, daß durch Dehnung der Glomeruluskapillaren und durch die Reibung der Blutflüssigkeit an den Kapillarwandungen der durch Kontraktion des Perikardialvesikels in der Zentrallakune erzeugte Blutdruck hinter dem Glomerulus stark abnimmt. Es liegt daher der Gedanke nahe, daß der Glomerulus ein Organ ist, das zu seinem Funktionieren einen hohen Blutdruck benötigt - eben z.B. ein Filtrationsorgan, daß also das Herz hauptsächlich die Aufgabe hat, in diesem Organ einen überdurchschnittlich hohen Blutdruck aufrecht zu erhalten.

Eine fast gleichartige Anordnung findet man im Fall des Axialkomplexes der Echinodermen (BOOLOOTIAN & CAMPBELL 1964 ; HAMANN 1885, 1887).¹⁾ Der Axialorgankomplex, dem von einigen Autoren (BOOLOOTIAN & CAMPBELL 1964 ; HYMAN 1955 ; KAWAMOTO 1927) Herzfunktion zugesprochen wird, ist zwar schon mehrfach und mit verschiedenen Methoden untersucht worden (JACOBSON & MILLOT 1953 ; MILLOT 1966 ; MILLOT & VEVERS 1968),

¹⁾Er dürfte auf Grund seiner Ontogenie, seiner Lage und seiner Struktur teilweise dem Eichelglomerulus homolog sein.

doch herrscht über seine Funktion keine einheitliche Vorstellung. Auf den von BARGMANN & HEHN (1968) veröffentlichten elektronenmikroskopischen Bildern dieses Organs von *Asterias rubens* sieht man pedicellentragende Epithelzellen. Auch HOLLAND (1970) stellt Deckzellen dar, die entfernt an Podocyten erinnern. Beide Autoren diskutieren ihre Befunde leider nicht unter dem Aspekt der Filtration, obwohl BARGMANN & HEHN eine Ähnlichkeit des Axialorganepithels mit dem Epithel der BOWMANschen Kapsel erwähnen, während HOLLAND das Axialorgan auf Grund des granulären ER und der Vesikel in den Epithelzellen für ein proteinsezernierendes Organ hält, das "filamentäres" und "granuläres" Blutmaterial an die Kapillaren abgibt. Andere Autoren (LECLERC 1973 ; LECLERC & DEVAULT 1972) dagegen sehen eine Ähnlichkeit der Axialorganepithelzellen mit den Plasmolymphocyten der Wirbeltiere auf Grund eines Immunisierungstestes gegen Peroxidase und einer vermeintlich ähnlichen Struktur.

Selbst wenn man auf Grund der Lage und Ultrastruktur das Axialorgan für eine Filtrationseinrichtung halten kann, fehlt leider bisher jeder Beweis, daß dort Flüssigkeit filtriert wird, die ja dann über die Madreporenplatte ausgeschieden werden müßte. Beim Michelglomerulus konnte zumindest die Filtration von Lissamingrün beobachtet werden, der Flüssigkeitsstrom ist allerdings äußerst langsam und, bedingt durch das sporadische Pulsieren des Perikardialvesikels, sehr ungleichmäßig. Eine Messung der Filtrationsrate z.B. mit Inulin wäre wünschenswert, doch lassen sich die farblosen, dünne Lakunen der beiden untersuchten Arten ausgesprochen schlecht injizieren; die Tiere reagieren zudem auf den Einstich immer mit Kontraktion des benachbarten Lakunenabschnittes, wobei es oft 1/2 bis 1 Stunde dauert, bis der Blutstrom erneut einsetzt. Meistens gelangt auf Grund der diesbezüglich ungünstigen Eigenschaften der Tiere mehr Injektionssubstanz in das umgebende Gewebe und das Colom, und es ist infolgedessen unmöglich, zu quantifizierbaren Meßergebnissen zu kommen. Eine gleich große

Schwierigkeit bestünde darin, das Filtrat quantitativ für die Messung zu gewinnen, weil ständig Eichelcölomflüssigkeit und Meerwasser ausgetauscht werden.

Wenn eine Filtration im Glomerulus direkt nur unbefriedigend nachgewiesen werden konnte, so erbringt die morphologische und ultrastrukturelle Analyse einen indirekten Beweis. Die Epithelzellen des Eichelglomerulus sind genau wie die des Nierenglomerulus zu Podocyten differenziert. Zumindest im Bereich ihrer Pedicellen, ihrer seitlichen Verzahnungen und ihrer Diaphragmen herrscht eine bemerkenswerte feinstrukturelle Übereinstimmung. Gerade diese Strukturen sprechen dafür, daß der Glomerulus der Enteropneusten tatsächlich als Ort der Primärharnbildung am Exkretionsprozess beteiligt sein könnte. Auch an Kiemen wurden Podocyten gefunden und es ist bekannt, daß gerade diese Organe wichtige Exkretionsaufgaben haben (STRANGWAYS-DIXON & SMITH 1970). Zwar gibt es Pedicellenausbildungen auch bei Epithelien ohne nachgewiesene Nierenfunktion (z.B. bei den Nephrocytenorganen von Arthropoden, HAUPT 1976), doch lassen sich diese Organe dann phylogenetisch von Exkretionsorganen ableiten.

Das "Herz" (Perikardialvesikel und Zentrallakune), das mit dem Eichelglomerulus eine Funktionseinheit bildet, kann vermutlich durch Kontaktion in der Zentrallakune den Blutdruck so erhöhen, daß ein für die Ultrafiltration nötiger hydrostatischer Druck in den Glomeruluskapillaren den kolloidosmotischen Druck des Blutes und den Gesamtgegendruck im Eichelcölom übersteigt.

Nach KÜMMEL's Untersuchungen an Cyrtopodocyten (1965, 1973) kommt ein Druckgradient, der für die Filtration von Flüssigkeit von einem Raum 1 nach einem Raum 2 nötig ist, folgendermaßen zustande: (vgl. Abb. bei KÜMMEL 1965)

1. In Raum 1 besteht ein Überdruck infolge des hydrostatischen Druckes der Blutflüssigkeit.
2. In Raum 2 herrscht dadurch Unterdruck, daß die Flüssigkeit von der Filtermembran durch Cilienschlag wegbewegt wird.

3. Überdruck in Raum 1 und Unterdruck in Raum 2 addieren sich.

Es ist zu überlegen, unter welchen Voraussetzungen diese Bedingungen für Ultrafiltration in der Eichel erfüllt sind :

zu 1) Durch die Kontraktion des Perikardialvesikels wird das Blut unter Druck in die Glomeruluskapillaren gepreßt. Die Höhe des erzeugten hydrostatischen Druckes ist allerdings nicht bekannt.

zu 2) Die in den engen Cölomspalten zwischen den Glomerulusepithelzellen schlagenden Cilien bewegen in diesen Räumen das Filtrat von der Basalmembran weg. Aus Beobachtungen an lissamingrünhaltigem Filtrat kann geschlossen werden, daß der Abstrom in das Eichelcölom sehr langsam erfolgt. Partikel, z.B. Kohlestaub, wurden überhaupt nicht von der Glomerulussurface wegbewegt. Diese Beobachtungen wurden allerdings an der geöffneten Eichel gemacht. Am intakten Tier kann der Druck im Eichelcölom durch Ein- und Ausstrom von Wasser verändert werden. Dadurch ist eine Regulierung der Filtrationsrate möglich. Vielleicht steht auch das bei *B. clavigerus* beobachtete Einschnüren der Eichel mit der Filtrationsratenregulierung im Zusammenhang. Es ist denkbar, daß der zweite Eichelsphinkter, der apikal von den Eichelorganen liegt, vollkommen geschlossen wird, während die Eichelpforte offen ist, dann wäre im vorderen Eichelbereich der Turgor hoch - was beim Graben wichtig ist - , im hinteren niedrig, so daß in der Umgebung des Glomerulus ein hinreichend niedriger Druck herrscht. Ob bei *Balanoglossus* durch anschließenden zusätzlichen Verschuß der Eichelpforte und aktive Vergrößerung des hinteren Eichelhohlraums auch ein lokaler Unterdruck erzeugt werden kann, um die Filtrationsrate zu steigern, läßt sich durch Beobachtung nicht entscheiden. Auch anatomische Untersuchungen geben darüber infolge der sehr komplizierten Anordnung von Muskelzellen und Stützelementen (Basalmembran) keinen Aufschluß.¹⁾

¹⁾ Vielleicht ist der Wechsel zwischen beschriebenem und um-

zu 3) Während die Filtrationsrate in der Wirbeltierniere im wesentlichen durch den Blutdruck variiert wird, können in der Eichel mehrere Faktoren wirksam werden : Außer durch das Pulsieren des Perikardialvesikels wird die Filtrationsrate auch durch Variation des hydrostatischen Druckes der Eichelcölomflüssigkeit reguliert. Folgende Situationen können z.B. auftreten:

A. Der Kapillardruck (Differenz von hydrostatischem und kolloidosmotischem Druck des Blutes) ist größer als der Cölomdruck (Differenz von hydrostatischem und osmotischem Druck der Eichelcölomflüssigkeit) und Filtrationsvorgänge finden statt. Dieser Fall tritt immer dann ein, wenn die Eichel entleert ist und das Perikardialvesikel pulsiert. Aber auch bei gefüllter Eichel kann es zur Filtration bzw. Diffusion kommen, wenn der osmotische Druck der Cölomflüssigkeit ($\hat{=}$ Meerwasser) höher liegt als ihr hydrostatischer.

B. Der Kapillardruck ist gleich dem Cölomdruck. Dieser Fall kann eintreten 1) durch starke Füllung der Eichel mit eingestrudelmtem Meerwasser bei gleichzeitig pulsierendem Perikardialvesikel, 2) durch Erhöhung des hydrostatischen Druckes beim Auspressen der Cölomflüssigkeit und pulsierendem Perikardialvesikel, 3) bei Perikardialvesikelstillstand und entleerter Eichel.

C. Der Kapillardruck ist geringer als der Cölomdruck. Fall C wäre zu erwarten, wenn bei Herzstillstand die Eichel stark gefüllt wäre. Allerdings ginge man bei dieser Annahme davon aus, daß die Eigenkontraktion der Kapillaren nicht ausreichen würde, um den hydrostatischen Druck des Blutes genügend hoch zu

gekehrtem Vorgang - erschlafftes Vorderende, hinter Eichelregion mit hohem Turgor - für das Tier in erster Linie zum Graben wichtig, denn dadurch wird im Zusammenwirken mit dem Turgor des Kragens das Vorstrecken einer abgeflachten Eichel ermöglicht. Das dürfte günstig für ein im Sand grabendes Tier sein, dessen Röhren besonders beim Gezeitenwechsel teilweise zugeschüttet werden.

erhalten. Ob es aber selbst dann zu einem Rückfluß aus dem Eichelcölom kommen kann, ist zweifelhaft, denn eventuell schließt bei gefüllter Eichel die Hüllzellschicht den Glomerulus vom Cölom ab. In den Glomerulusspalten könnte in diesem Falle ein Unterdruck durch die Tätigkeit der Cilien aufrecht erhalten werden, so daß trotzdem weiter filtriert wird.

Zusätzlich zum bisher Gesagtem wäre auch jener Zustand denkbar, daß in den einen Teilen des Glomerulus filtriert, in anderen Abschnitten dagegen reabsorbiert wird - das wäre dann der Fall, wenn der Druckabfall in den Glomeruluskapillaren so groß ist, daß der Kapillardruck in einen Teil des Glomerulus höher ist als der Cölomdruck, in anderen Teilen dagegen geringer. Es ist zu erwarten, daß der Druckabfall von dem der Zentrallakune proximalen Abschnitt nach distal sehr groß ist ; außerdem ist eine Druckabnahme von den basalen Glomeruluskapillaren über ihre senkrecht verlaufenden Äste zum oberflächlichen Kapillarnetz hin möglich. Im Nierenglomerulus ist z.B. die Filtrationsregion nicht gleichmäßig über die Kapillarschleife verteilt, sondern der Hauptteil des Filtrats wird am Anfang der Schleife produziert, weil dahinter der hydrostatische und der kolloidosmotische Druck sich aufheben (FORSTER 1947).

Die Vielfalt der Grenzzustände der Druckverhältnisse in der Eichel und Übergänge zwischen diesen läßt auf eine hohe Variation der Filtrationsraten schließen. Hinzu kommt noch die Möglichkeit zellulärer Regulationsmechanismen, wie Änderung der Schlagfrequenz der Podocyten cilien, vielleicht auch Kontraktion und Ablösen der Pedicellen von der Basalmembran.

Die anatomischen Befunde lassen sich also mit der Vorstellung von einem Filtrationsorgan vereinbaren. Ein weiteres Problem bereitet die Frage nach dem Ort der Reabsorption aus dem Ultrafiltrat (und der Sekretion). Diese beiden Prozesse sind üblicherweise mit der Filtration gekoppelt (KÜMMEL 1965). Die Enteropneusten besitzen keine speziellen Harnleiter. Das

Filtrat wird gleich nach dem Austreten aus dem Glomerulus mit dem in die Eichelhöhle eingestrudelten Meerwasser vermischt und zumindest teilweise ausgeschieden : Beim normalen Graben stößt der Eichelwurm immer nur einen Teil des Wassers zum Verkleinern und Erschlaffen der Eichel aus ; auf Störungen, insbesondere Berührungsreize, reagiert er aber mit schneller Kontraktion der Eichel und Einziehen in den Kragen, wobei das Wasser ruckartig ausgestoßen wird. Der Abfluß des Filtrats und damit die Zeit, die für etwaige Reabsorptionsvorgänge bleibt, wird also nicht endogen gesteuert, sondern hängt mit der Bewegung der Tiere zusammen. Allerdings fließt das Wasser nicht durch einen einzigen breiten Kanal ab, sondern vielmehr durch ein Hohlraumssystem zwischen Gewebe- und Skelettschichten. Diese Spalten sind so eng, daß zum Beispiel auch bei schnellem Wasserausstoß keine Cölomocyten hinausgespült werden. In diesem Spaltensystem könnten Reabsorptionsprozesse stattfinden.

5.2 Zur feinstruktur der Eichelorgane

Man kann eine hypothetische Einteilung der Eichelorgane nach den Funktionen 1. Druckerzeugung, 2. Filtration und 3. Harnabfluß und Reabsorption vornehmen. Die Struktur und Ultrastruktur der Organe dieser drei Bereiche soll im folgenden genauer betrachtet werden.

5.2.1 Die druckerzeugenden Organe

Der für die Filtration notwendige, den kolloidosmotischen Druck des Blutes übersteigende hydrostatische Druck wird durch das Zusammenwirken von Perikardialvesikel (aktiv) und Eicheldarm (passiv) in der Zentrallakune erzeugt.

5.2.1.1 Die Zentrallakune und das Blut

Die Zentrallakune unterscheidet sich feinstrukturell nicht von den anderen Blutlakunen der Enteropneusten. Ihre Wände

werden von den Basalmembranen des Perikardialvesikels und des Micheldarms gebildet und sind etwa gleich dick wie die der übrigen Hauptgefäße, jedoch etwas dicker als die der Kapillaren. Allerdings ist für Enteropneusten nicht nachgewiesen, daß die Basalmembranen aller Lakunen auch chemisch gleichartig sind ; aus der lichtmikroskopischen und ultrastrukturellen Übereinstimmung darf man das nicht unbedingt schließen.

Die von verschiedenen Autoren in der Zentrallakune vermuteten Endothelzellen (SPENGEL 1893 ; WILLEY 1898) erweisen sich im elektronenmikroskopischen Bild als normale Blutzellen, die in Folge des Fixierungsvorganges der Lakunenwand anhaften. Feinstrukturell lassen sich von den Bestandteilen des Blutes nur elektronendichte, amorphe Granula und Blutzellen darstellen. Die Funktion der Blutzellen der Enteropneusten ist weitgehend unklar. Es gibt keinerlei Hinweis, daß sie eine Art respiratorischer Pigmente besitzen. (Überhaupt ist unbekannt, wie groß die Menge des im Blut transportierten Atemgases ist. Sicherlich ist die Cölomflüssigkeit auch ein Transportmedium, wie dies von Echinodermen bekannt ist (BOOLOOTIAN & GIESE 1959 ; CUENOT 1891 ; DELAUNY 1931, 1934 ; FERGUSON 1964 ; ROBERTSEN 1939). Bei Enteropneusten, bei denen sowieso ein häufiger Austausch der Cölomflüssigkeit mit dem Meerwasser stattfindet, ist dieser Transportmechanismus für die Atemgase noch eher zu erwarten.)

Daß die Blutzellen zur Phagocytose befähigt sind, ist durch die starke Aufnahme von ins Blut injizierten Ferritin und Peroxidase bewiesen. Diese Fähigkeit ist aber eine derart häufige Eigenschaft von Enteropneusten- und Echinodermenzellen (vgl. BOOLOOTIAN 1966), daß es schwer vorstellbar ist, daß Blutzellen nur auf diese Aufgabe spezialisiert sind. Es ist nämlich unwahrscheinlich, daß viele Fremdkörper unter natürlichen Bedingungen bis in die Lakunen gelangen, da sie normalerweise von Cölomocyten, Cölomepithelzellen und deren Deszendenten und Endothelien aufgenommen werden. Viel nahe-

liegender ist die Vermutung, daß die Blutzellen gelöste, überschüssige Substanzen und Schadstoffe absorbieren und eventuell abbauen. Für die Funktion als Entgiftungs- und "Pufferungs"zellen sprechen die zeitweilig gehäuft gefundenen Pinocytose- und/oder Exocytosevesikel und der Reichtum an ER und Vesikeln.

Die Ontogenie der Blutzellen ist nicht bekannt, so daß sie auch nicht mit einem verwandten Zelltyp verglichen werden können. (Vermutlich sind es Abkömmlinge von Zellen der primären Leibeshöhle (HYMAN 1959 ; SPENGEL 1893, 1907 ; VAN DER HORST 1939). Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß andere Zellen die Basalmembran der Gefäße passieren und zu Blutzellen werden.)

5.2.1.2 Das Perikardialvesikel

Auf Grund seiner Struktur wurde das Perikardialvesikel bereits von frühen Autoren (BATESON 1885 ; WILLEY 1893) als herzartiges Organ erkannt, allerdings wird es meist als zentrales Antriebsorgan des gesamten Kreislaufs gedeutet. Der Hauptgrund dafür mag vor allem seine zentrale Lage im Kreislaufsystem sein. Kurz vor der Zentrallakune treffen die venösen Anteile¹⁾ des Eichel- und Körperkreislaufs zusammen, so daß durch die Zentrallakune tatsächlich das gesamte Blut fließt (vgl. VAN DER HORST 1939). Die Struktur des Perikardialvesikels läßt sich am besten dadurch erklären, daß es aus einem larval in die primäre Leibeshöhle abgeschnürtem Cölom-säckchen entstanden ist, das später dorsolateral vom Hauptcölom umschlossen wird. Die Cöloepithelzellen der Wände differenzieren sich dabei größtenteils zu Muskelzellen. Die ven-

¹⁾ Es ist unbekannt, wie die Autoren feststellen, welche Anteile dem arteriellen, welche dem venösen Kreislauf angehören. Seit SPENGEL wurde jedoch von allen Autoren diese Kreislauf-richtung als bekannt angegeben.

trale Wand unterscheidet sich von allen übrigen Cölomwänden dadurch, daß über den Muskelzellen noch eine Schicht Pflasterepithel liegt. Diese eigenartige Ausbildung des Perikardialvesikels und die Tatsache, daß sich sowohl die ventrale Wand als auch die lateralen Wände bei der Pulsation kontrahieren, wird nicht zwangsläufig dadurch erklärt, daß in der Zentrallakune das Blut zum Glomerulus hin gepumpt werden muß. Dazu würde auch die Kontraktion der ventralen Wand ausreichen. Folgende Hypothese könnte zum Verständnis des Vorganges (und zur Erklärung der Beobachtung, daß nach Injektion von Goldsol in die Dorsallakune geringe Mengen von Goldsolpartikeln in den Muskelzellen der ventralen Perikardialvesikelwand gefunden wurden) führen : Durch die Kontraktion wird auf das Blut ein hoher Druck ausgeübt und es muß nach vorn abfließen, jedoch ist der Abfluß durch die hohe Reibung und den Widerstand in den Glomeruluskapillaren und vor allem in deren Aussackungen erschwert. Unter der Voraussetzung, daß die Basalmembran, das eigentliche Filter, bei allen Lakunen gleich ist (siehe Ultrastruktur) - bei der Zentrallakune nur etwas breiter -, müßte es zu einer starken Filtration in das Perikardialvesikel kommen. Das wäre äußerst ungünstig, da das Perikardialvesikel keine Öffnung besitzt und so z.B. Giftstoffe angereichert würden. Dadurch, daß alle Wände sich kontrahieren, wird aber der hydrostatische Druck im Perikardiallumen erhöht bis die Druckverhältnisse ausgeglichen sind. Die hinter den Muskeln liegende, im kontrahierten Zustand dicht schließende Epithelschicht scheint eine weitere Barriere für den Stoffaustausch zwischen den Kompartimenten darzustellen.

Wie bei allen Muskelzellen der Enteropneusten handelt es sich auch bei den Muskelzellen des Perikardialvesikels ausschließlich um glatte Muskulatur, deren Herkunft aus dem Cöloepithel sich noch erkennen läßt. Der der Basalmembran aufsitzende Zelleib unterscheidet sich von den apolaren Cölothelzellen im wesentlichen nur darin, das er stets Hemidesmosomen zur Basalmembran hin besitzt. Eine geringe Differenziertheit

findet man ähnlich auch bei Epithelmuskelzellen der Echinodermen (BACETTI & ROSATI 1968 ; BARGMANN & BEHRENS 1963, 1964 ; BARGMANN & HEHN 1968), aber auch bei Epithelmuskelzellen von Cölenteraten (HAYNES 1973 ; HAYNES et al. 1968 ; LENTZ 1966). Die Art der Anordnung der Fibrillen bei Muskelzellen der Enteropneusten ist mit diesen aber nicht identisch. An den Muskelausläufern des Perikardialvesikels fallen zwischen ihnen bestehende Kontaktstrukturen auf, die entfernt an die Glanzstreifen der Wirbeltierherzmuskulatur erinnern. Wieweit diese Strukturen mit einer Erregungsleitung oder Kontraktionsauslösung im Zusammenhang stehen, ist nicht untersucht. Ohnehin ist die Art der Innervierung der Enteropneustenmuskeln - wie auch bei vielen Echinodermenorganen - weitgehend unklar, da Synapsen nicht oder nur selten erkennbar sind (DILLY et al. 1970 ; NØRREVANG 1965) und die Innervierungsverhältnisse bei dem Nervenetz der Enteropneusten überaus kompliziert und nur wenig untersucht sind (BULLOCK 1945 ; BURDON-JONES 1932 ; KNIGHT-JONES 1952 ; VAN DER HORST 1939). Zellen, die vermutlich neurosekretartige Granula enthalten (BARGMANN & BEHRENS 1963 ; HEHN 1970), wurden in der Umgebung des Perikardialvesikels gefunden, jedoch nicht in größeren Ansammlungen als an anderen Stellen im Eichelcölom. Die Tatsache, daß mechanische Reizung des Perikardialvesikels nicht zur Kontraktion führte, schließt eine myogene Pulsation nicht aus ; es könnte nämlich sein, daß durch das Öffnen der Eichel hemmende Nervenzellen aktiviert wurden. Dafür spricht der Befund, daß nach Öffnen der Eichel die Pulsation zunächst immer für kürzere oder längere Zeit aussetzte und die Aktivität des Perikardialvesikels scheinbar spontan begann.

5.2.1.3 Der Eicheldarm

Der Eicheldarm besteht aus zwei Gewebskomponenten, denen auch mindestens zwei Funktionen zugeordnet werden können (WILKE 1973). Die inneren zwei Zellschichten entsprechen dem Mundhöhlen epithel. Ihre Ultrastruktur läßt auf eine

sekretorische Tätigkeit schließen. Es ist zu erwarten, daß hier wie in der übrigen Mundhöhle Mucopolysaccharide sezerniert werden, die die aufgenommenen Sand- und Nahrungspartikel umhüllen¹⁾. Im Eicheldarmlumen liegen auch als Mucopolysaccharide deutbare fibrilläre und granuläre Materialien. Unklar ist die Art und Weise des Sekretionsvorgangs. Am wahrscheinlichsten ist, daß das Sekret über die Mikrovilli abgegeben wird. Zwar sind in den Mikrovilli weder Mikrotubuli noch ein basales Netz zu finden, jedoch schließt das nicht unbedingt aus, daß auch Enzyme und Schleim sezerniert werden (vgl. TALBOT et al. 1972). An der Basis der Mikrovilli treten zwar gelegentlich Vesikel auf, doch sind es verhältnismäßig wenige und niemals sind mucopolysaccharidähnliche Ablagerungen zwischen den Mikrovilli unterhalb des surface-coat zu finden. Gelegentlich feststellbare Ausweitungen und Abschnürungen der Mikrovillispitzen sind nicht unbedingt mit dem Prozeß der Schleimabscheidung zu korrelieren. NØRREVANG (1965 a) beschreibt zum Beispiel bei den schleimsezernierenden Epidermiszellen keinerlei apokrine Sekretion. Es ist durchaus möglich, daß derartige Erscheinungsbilder artifiziell sind. Ihr lokal begrenztes Auftreten bei den unterschiedlichen Fixierungen spricht allerdings dafür, daß sich einzelne Bereiche des Eicheldarms in ihrem physiologischen Zustand unterscheiden (auch wenn die beobachtbaren Strukturen selbst Artefakte sind und nichts über den Zustand selbst aussagen). Ob außer Mucopolysacchariden auch Verdauungsenzyme sezerniert werden, ist nicht untersucht worden. Der surface-coat zwischen den Mikrovilli ist kein sicheres Zeichen dafür; bekanntermaßen findet man einen solchen auch zwischen Mikrovilli von Zellen, die keinerlei Verdauungsenzyme sezernieren (BERRIDGE & OSCHMANN 1972 ; THREADGOLD 1967).

¹⁾Der genaue Vorgang der Schleimsekretion ist von BARRINGTON (1941, 1965) und BURDON-JONES (1951) beschrieben worden, ohne daß die Autoren allerdings den Eicheldarm berücksichtigen.

Von größerem Interesse für die Exkretionsfunktion der Eichel sind die äußeren Zellen des Eicheldarms. Wie man am lebenden Tier feststellen kann, ist der Eicheldarm ein sehr hartes, wenig elastisches Gebilde. Diese Eigenart beruht auf dem Turgor der äußersten Zellreihe, die fast die Hälfte des Durchmessers der Eicheldarmwand einnimmt. Der Stoffwechsel dieser Zellen scheint äußerst gering zu sein, denn das ganze Plasma erscheint elektronenhell und organellarm. Große Vakuolen, wie von WELSCH & STORCH (1970) bei *Harrimania kupferri* und *Ptychodera flava* beschrieben wurden, wurden bei *B. clavigerus* und *G. minutus* aber nie gefunden.

Infolge der schlechten Fixierbarkeit dieser hyalinen Zellen sind weitgehende Auswaschungen nicht selten und das kontrastierbare Cytoplasma liegt dann eng an den Membranen an. Zumindest die Kerne und etwas ER findet man im allgemeinen in dem sonst leer erscheinenden Bereich. Unabhängig von der Osmolarität des Fixierungsgemisches treten diese extrem starken Auswaschungen besonders bei reiner OsO_4 -Fixierung auf, während sich die Vorfixierung mit Glutaraldehyd in Phosphat-Carbonat- oder in Sabatini-Puffer positiv auf die Strukturhaltung auswirkt. Knorpelartige Strukturen (BLOOM & FAWCETT 1968) sind nicht vorhanden. Diese Zellen bilden also lediglich ein Turgorskelett, an dessen Basalmembran die Muskelzellen des Perikardialvesikels ansetzen und das zugleich dem Perikardialvesikel als Widerlager bei der Erzeugung des Blutdrucks in der Zentrallakune dient. Die apikalen Turgorzellen sind wohl außerdem noch eine feste Unterlage für den Glomerulus.

Die von WELSCH & STORCH 1970 beschriebene Innervierung des Eicheldarms konnte bei den beiden hier untersuchten Arten nicht bestätigt werden. Neurosekrethaltige Zellen liegen stets außerhalb der Basalmembran des Eicheldarms.

Turgorzellen, wie die beschriebenen, treten auch dorsal als dritte Schicht im Mundhöhlenepithel auf, ohne daß sie hier einer Funktion unmittelbar zugeordnet werden können.

5.2.2 Die Filtrationsorgane

5.2.2.1 Der Glomerulus

Wie eingangs erwähnt, sind die endothellosen Kapillaren des Eichelglomerulus dadurch charakterisiert, daß sie von einem zu Podocyten ausdifferenzierten Cölomepithel bedeckt sind. Es erscheint sinnvoll, den Eichelglomerulus insbesondere mit den Nierenglomeruli der Wirbeltiere zu vergleichen, da der Nierenglomerulus das bestuntersuchte Ultrafiltrationsorgan ist (vgl. z.B. BARGMANN & HEHN 1971 ; BUSS 1970 ; KÜHN et al. 1975 ; LATTA 1973 ; MENEFEE et al. 1967 ; MICHELSEN et al. 1967 ; MOFFAT 1975). Wenn man voraussetzt, daß eine Konvergenz besteht, sind auch begründete Vermutungen über den Filtrationsprozeß möglich.

Allen Podocyten einschließlich Cyrtopodocyten ist gemeinsam, daß ihr basaler Zellbereich in ein System von Ausläufern aufgegliedert ist, die sich mehrfach verzweigen und deren periphere Äste sogenannte Füßchen (=Pedicellen) bilden (vgl. BRANDENBURG 1975 ; KÜMMEL 1965, 1973 ; KÜMMEL & BRANDENBURG 1961 ; LATTA 1970, 1973 ; LATTA & MAUNSBACH 1962 ; LATTA et al. 1960 ; NAKAO 1965). In den meisten Fällen stehen diese Füßchen auf einer Basalmembran. Die Anordnungsform und -dichte der Pedicellen sind bei den einzelnen Tierarten sehr verschieden. Immer sind die Interzellularräume zwischen ihnen so groß, daß Wasser und sogar kolloidal gelöste Stoffe zwischen ihnen durchfließen können. Jedoch werden in vielen Fällen diese Spalten dicht oberhalb der Basalmembran von zwischen den Pedicellen ausgespannten Diaphragmen unterbrochen. Die Podocyten ermöglichen also nur einen besseren Abstrom des Filtrats, das Filter sind die Basalmembran der Kapillare und z.T. die Diaphragmen, bei endothelwandigen Kapillaren auch die Fenster des Endothels. Bezüglich der übrigen Zellgestalt und der Organellen braucht daher nichts übereinstimmend zu sein. Viel eher sind sogar starke Unterschiede zu erwarten, da die Glomeruli verschiedensten onto- und phylogenetischen Ursprungs sind. Aber selbst innerhalb der Wirbeltiere sind die Nierenpodocyten

keineswegs gleichförmig (BARGMANN & HEHN 1971 ; KÜHN et al. 1975 ; LATTA 1970, 1973 ; MOFFAT 1975).

Die Basalmembran des Eichelglomerulus, da erste Filter, unterscheidet sich in ihrer Feinstruktur nicht prinzipiell von den Basalmembranen der übrigen Lakunen und Gewebe der Entero-neusten. Das besagt allerdings keineswegs, daß die chemische Zusammensetzung der verschiedenen Basalmembranen auch gleich ist. Die lichtmikroskopischen Befunde, vor allem unterschiedliche Färbbarkeit von Basalmembranen im Bereich des Skelettes, widersprechen dem sogar. Elektronenmikroskopisch lassen sich nur die recht einheitlich aussehenden Fibrillen kontrastieren, insbesondere auf die Kontrastierung mit La^{3+} sprechen sie alle gleich gut an. Befunde an Wirbeltieren weisen darauf hin, daß Basalmembranen trotz feinstruktureller Ähnlichkeit in ihrem chemischen Verhalten stark voneinander abweichen können (VELICAN, D. & VELICAN, C. 1967, 1970). VELICAN, D. & C. VELICAN (1970) haben nachgewiesen, daß sich sogar innerhalb der menschlichen Niere die Basalmembranen der verschiedenen Gewebe unterscheiden : Die Basalmembran der Glomeruli läßt sich wesentlich schlechter oxidieren und anschließend mit Silbersalzen imprägnieren als die der Tubuli (Glomerulusbasalmembran nur mit Perjodsäure oxidierbar, Tubulibasalmembran auch mit KMnO_4 und Chromsäure), außerdem ist nur die Glomerulusbasalmembran mit Elastase und Sialidase angreifbar und besitzt einen ungewöhnlich hohen Gehalt an Hydroxyprolin, was die Autoren als Charakteristikum für "Elastomere" ansehen und im Zusammenhang mit der Filterstruktur einerseits, andererseits auch mit den direkt auf die Basalmembran wirkenden, ständig wechselnden Druckgradienten sehen. Die Basalmembran der BOWMAN'schen Kapselwand ist weitaus stabiler gegenüber der Verdauung durch verschiedene Enzyme als die des Tubulus und des Glomerulus. Die Tubulibasalmembran fällt besonders durch ihren hohen Gehalt an Sulfhydrylgruppen und ihre saure Reaktion auf; ihr Gesamtproteingehalt erscheint höher (histochemischer Nachweis). Neben der chemischen Zusammensetzung sind Dichte und

Dicke der Basalmembran von entscheidender Bedeutung für die Permeationsgeschwindigkeit des Filtrats. Bei der Wirbeltierglomeruluskapillare setzt sich die Basalmembran aus drei Zonen zusammen : der dem Endothel zugekehrten Lamina rara interna, der zentralen Lamina densa und der den Podocyten zugewandten Lamina rara externa. Die Lamina rara interna und externa bestehen aus kurzen, sehr feinen Fibrillen, die offenbar mit dem Endothel und Epithelzellen in Verbindung stehen, oft senkrecht zu ihnen verlaufen und zwischen denen einzelne, kollagenartige Fibrillen, die jedoch nicht die charakteristische Kollagenstreifung zeigen, eingelagert sind. Die Lamina densa erscheint elektronenmikroskopisch als Geflecht von 2 bis 5 nm dicken Fibrillen (LATTI 1970 ; MORFAT 1975). Die isolierte Glomerulusbasalmembran der Wirbeltierniere erscheint einschichtig, wogegen die Tubulusemembran zweischichtig ist (MAHIEU & WIENAND 1970). Ob das ein spezifisches Merkmal von Basalmembranen ist, durch die verstärkte Filtration stattfindet, bleibt ungewiß. Die quantitative chemische Zusammensetzung der Basalmembran innerhalb eines Gewebes verschiedener Säugetierarten (auch innerhalb ihrer Gefäßwände) ist wesentlich ähnlicher als die in verschiedenen Geweben einer Tierart, z.B. hinsichtlich des Kollagengehaltes (KEFALIDES 1970, 1972 ; SPIRO 1970) oder der quantitativen Zusammensetzung der Polysaccharidkomponenten (KEFALIDES 1970 ; SPIRO 1970). Bei den Enteropneusten kann man die Breite der kapillaren Basalmembranen sehr schwer schätzen, da infolge Fehlens von Endothel die Kapillaren stets mehr oder minder kollabiert sind. Eine Schwierigkeit bei der Dickenmessung besteht aber auch darin, daß leichte Schrägschnitte von Querschnitten nicht zu unterscheiden sind, was allerdings auch bei Kapillaren anderer Tiere gilt. Es steht jedoch fest, daß die Basalmembran der Eichelglomeruluskapillaren im Verhältnis zu den Basalmembranen anderer Gewebe der Enteropneusten, welche in diesen Geweben einen großen Teil der "Substanz" ausmachen, sehr dünn sind. Die Basalmembranen der Glomeruluskapillaren

sind sogar etwas dünner als die von DILLY (1969) beschriebenen Basalmembranen der Kragenkapillaren. Bei Säugetiernieren dagegen sind die Glomerulusbasalmembranen im allgemeinen etwas dicker als die anderer Kapillaren. Die Angaben für ihre Durchmesser schwanken von 150 nm (LATTÄ & MAUNSBACH 1962 ; LATTÄ et al. 1967) und 300 nm (ZAMBONI&DEMARTINO 1968) für die adulte Ratte, 250-300 nm für Makaken (LATTÄ 1970) und 257-418 nm für den Menschen (JØRGENSEN 1967). Offenbar nimmt die Dicke der Basalmembran mit dem Alter des Organismus zu (BLOOM,n. MOFFAT 75; MOVAT 1960 ; VERNIER & SMITH 1968). Bei Enteropneusten konnte zu dieser Frage lediglich festgestellt werden, daß sich die Breite der Basalmembran in regenerierten und älteren Glomeruli nicht wesentlich unterscheidet. Eine schichtweise Vermehrung der Basalmembran kann dagegen im Bereich des Eichelskelettes und des sogenannten chondroiden Gewebes sehr wohl festgestellt werden.

Die Dicke der drei Zonen der Basalmembran von Ratten gibt LATTÄ (1970) mit folgenden Maßen an : Lamina rara interna 25-30 nm, Lamina rara externa 50-60 nm und Lamina densa ebenfalls 50-60 nm. Beim Eichelglomerulus ist das Verhältnis der Dicke der Basalmembranschichten vollkommen anders : Die weitest dickste Schicht ist die fibrilläre Lamina ($\hat{=}$ Lamina densa), die der Lamina rara externa entsprechende Schicht hat nur etwa ein Zehntel der Stärke der fibrillären Lamina und von einer Lamina rara interna kann eigentlich gar nicht gesprochen werden, weil nicht gesichert ist, ob die nur teilweise sichtbare schmale granuläre Zone tatsächlich der Basalmembran angehört oder ob dieses nicht vielmehr anhaftende Blutbestandteile sind. In anderen Organen der Enteropneusten jedenfalls tritt eine feingranuläre Schicht immer nur an der zellzugewandten Seite auf ($\hat{=}$ also der Lamina rara externa). Dies entspricht auch den von NØRRELVANG (1965) an *Harrimania kupferi* und von DILLY (1969) an *Saccoglossus horsti* gewonnenen Ergebnissen.

Das Filtrat, das die Basalmembran passiert hat, trifft einerseits auf die Pedicellen, andererseits auf die Diaphragmen.

Hier wird es zunächst im Abstrom stark behindert. Aus den elektronenmikroskopischen Befunden läßt sich kein sicherer Beweis erbringen, daß die Diaphragmen des Eichelglomerulus einen vollständigen Verschluß des zwischen den Pedicellen liegenden Interzellularraums darstellen. Vermutlich sind dort, wo auf den Bildern Diaphragmen zwischen den Pedicellen fehlen - insbesondere über großen Spalten - diese während des Fixierungs- und Einbettungsvorgangs gerissen. Auch an den übrigen Stellen ist die desmosomenartige Struktur¹⁾ der Diaphragmen nur selten wirklich klar zu erkennen, was ebenfalls darauf beruhen dürfte, daß sie teilweise angerissen sind. Die dazu führenden Schrumpfungen können zwei Ursachen haben :

1. Die Osmolarität der Fixierungslösung ist sehr hoch.
2. Beim Entwässern schrumpfen die Pedicellen und die Diaphragmen. Die Pedicellen sitzen aber mit ihren Hemidesmosomen so fest an der Basalmembran, daß sie sich eher verformen als basal ablösen können. Hinzu kommt eine Schrumpfung beim Polymerisieren des in die Pedicellen eingedrungenen Einbettungsmittels.

Die Tatsache, daß bei Fixierungen zwischen 500 und 800 mOsmol die Erhaltung der Diaphragmen nicht besser ist, spricht für die zweite Annahme.

Die Diaphragmen des Eichelglomerulus unterscheiden sich von denen der Nierenpodocyten (LATTA 1973 ; RODEWALD & KARNOWSKY 1974) in ihrer Breite, Dicke und eventuell auch in ihrer Dichte (WILKE 1975). Daraus folgt, daß die Filtrationsbedingungen bei den Enteropneusten sehr wahrscheinlich von denen der Wirbeltiere verschieden sind. Über die chemische Zusammensetzung der Diaphragmen ist nichts weiter bekannt, als daß ebenfalls Mucopolysaccharide an ihrem Aufbau beteiligt sein dürften (Reaktion mit La^{3+} , Rutheniumrot, Alcian-

¹⁾ Daß Diaphragmen ein Spezialfall von Desmosomen sind, ist durch die Arbeiten von LATTA et al. (1970, 1973) und RODEWALD & KARNOWSKY (1974) erwiesen.

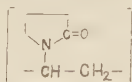
blau), die sich aber hinsichtlich ihrer qualitativen und/oder quantitativen Zusammensetzung sicher von denen der übrigen Glykocalix unterscheiden (HASHIMOTO 1970 ; RAYNS et al. 1969). Der Befund, daß die Unterstrukturen von Nierenglomerulusdiaphragmen durch/aus auch bei einfacher Blei-Uranylacetat-Kontrastierung sichtbar werden, die von Eichelglomerulusdiaphragmen dagegen erst nach Inkubation mit La^{3+} ¹⁾, legt die Vermutung nahe, daß die molekulare Zusammensetzung der beiden Diaphragmen nicht identisch ist und sie sich infolgedessen wahrscheinlich auch hinsichtlich ihrer Permeabilität unterscheiden. Nimmt man an, daß die Diaphragmen zusätzliche Filter sind, so stellt sich die Frage, ob sie nur quantitativ den "Aussiebeffekt" der Basalmembran verstärken oder ob sich ihre Filtrationseigenschaften qualitativ von denen der Basalmembran unterscheiden. Die Befunde an den Glomeruli von Tieren, denen PVP-stabilisiertes Goldsol injiziert wurde, können zu diesem Problem Hinweise liefern. Versuche mit Ferritin und Horseradishperoxidase brachten hierzu keine Ergebnisse, weil die Blutzellen den größten Teil der beiden Substanzen phagocytierten. Während das Goldkolloid offensichtlich ohne allzu große Behinderung die Basalmembran passieren konnte, sind die Diaphragmen für das PVP-Goldsol entweder eine nur schwer überschreitbare Barriere oder gar völlig undurchlässig. Zwischen Basalmembran und Diaphragmen sind häufig Goldpartikel zu finden, der größte Teil des Goldes liegt allerdings in den Podocyten, vor allem in ihren Ausläufern. In den Interzellularen findet sich kein Gold. Es ist höchst unwahrscheinlich, daß beim Fixierungs- und Einbettungsvorgang sämtliches eventuell in den Interzellularen liegendes Gold - selbst das zwischen den seit-

1) Die Inkubation mit La^{3+} könnte auch für solche Podocyten interessant sein, bei denen es mit den herkömmlichen Methoden nicht gelingt, Basalmembranen oder Diaphragmen darzustellen, sowie auch bei Protonephridien oder Solenocyten (vgl. z.B. BRANDENBURG 1975 ; KÜMMEL 1973, 1975) und über deren Filtrationsmechanismus nichts bekannt ist.

lichen Verzahnungen - ausgewaschen wurde. Im Gegenteil ist es bekannt - wenn auch nicht speziell für Gold -, daß Metallkolloide sehr stark an die Glykocalix adsorbiert werden (vgl. COOK & STODDART 1973 ; GRONIEWSKY et al. 1969 ; LATTA 1970). Mit gewisser Vorsicht darf man daher annehmen, daß sich zumindest bezüglich der Permeabilität für PVP-Goldsol die Basalmembranen und die Diaphragmen qualitativ unterscheiden. Die quantitative Wirksamkeit der Diaphragmen bleibt aber ungeklärt, da nirgends zwischen Basalmembran und Diaphragmen eine auffällige Anreicherung von Goldpartikeln feststellbar ist. Es bleibt offen, ob die Pedicellen das PVP-Goldsol so schnell absorbiert haben, daß gar nicht genügend Zeit bleibt, bis das Gold unter den Diaphragmen angereichert wäre oder die Diaphragmen passiert hätte, oder ob die Diaphragmen tatsächlich impermeabel für das Kolloid sind.

Es erhebt sich nun die Frage, ob die beschriebenen Befunde auf Eigenschaften des Goldsol, des PVP oder des Kolloidkomplexes beruhen und inwieweit sie als Indikatoren für biologisch normale Filtrationsvorgänge zu betrachten sind. Dabei sei noch einmal daran erinnert, daß die Filtrationswirkung der Basalmembran und Diaphragmen ohnehin nicht nur von der Maschenweite der Fibrillen und der Molekülgröße abhängt, sondern noch durch weitere Eigenschaften der Basalmembran und Diaphragmen, vor allem Ladungen, bestimmt wird (REMNKE et al. 1975), man also nur sehr begrenzt übertragbare Aussagen aus der Untersuchung der Filtration eines Metallkolloids machen kann. Die Verwendung des PVP-Goldsols könnte aber eventuell zu zusätzlichen Komplikationen beim Filtrationsprozeß führen. Aus diesem Grund sollen die Eigenschaften des PVP-Goldsolkomplexes zunächst diskutiert werden.

Beim PVP handelt es sich um ein Makromolekül der Struktur



wobei die Molekülgröße verschieden ist (GRUBER 1975).

SCHOLTAN (1953) beschreibt die unterschiedliche Reaktionsbereitschaft von Farbstoffen, Jod und Eiweißen in Bezug auf PVP: Soweit Adsorptionsreaktionen stattfinden, sind diese stets reversibel: "Die Affinität des Adsorptionsvorganges wird bei den einzelnen Farbstoffen in unterschiedlicher Weise vor allem von der Wärmetönung (meta-Benzopurpurin 4B) oder von der Reaktionsentropie bestimmt." Mit steigendem Molekulargewicht des PVP nimmt sein Bindungsvermögen anfänglich stark zu und nähert sich dann einem konstanten Endwert. Weder durch die Ionenstärke der Lösung noch durch pH-Wertänderungen von 5,1 auf 8,1 wird die Bindung von Farbstoff beeinflusst.

"Farbstoffanionen können beim Fehlen von Hydroxyl- und Amino-Gruppen allein auf Grund der negativen Ladung der ionogenen Gruppen (SO_3^- , COO^- , O^-) vom PVP gebunden werden." "Die notwendige, wenn auch nicht hinreichende Voraussetzung für die Bindung von Farbstoffkationen ist das Vorhandensein von Gruppen, die zur Ausbildung von Wasserstoffbrückenbindungen befähigt sind, wie z.B. Hydroxyl- und Aminogruppen." Die Bindungsart des PVP-Jodkomplexes beschreibt der Autor nicht genau, stellt aber an Hand des Spektrums der Lösung fest, daß J_2 , J_3^- und Jod-PVP-Komplexe im Gleichgewicht nebeneinander vorliegen. Große Moleküle wie γ -Globulin, Hämoglobin und Na-alginat werden nicht an das PVP adsorbiert.

Aus den Angaben kann man schließen, daß PVP auch mit dem stets negativ geladenen Goldsol¹⁾ einen Komplex bildet, also nicht überwiegend freies Goldsol in der PVP-Salzlösung ist. Folglich muß man annehmen, daß die Filtrierbarkeit des Goldsols auch von den diesbezüglichen Eigenschaften des PVP abhängt.

¹⁾ WEISER (1933) schreibt dazu: "The particles of colloidal gold are negatively charged, owing to preferential adsorption of anions, and move to the anode under electrical stress. . . . Since the particles migrate under electrical stress, it is obvious that a sol should possess a certain conductivity independent of the presence of electrolytes."

Die als Plasmaexpander früher viel verwendeten PVP-Lösungen Kollidon und Periston (GRUBER 1975) werden zumindest in der Wirbeltierniere filtriert (HECHT 1955 ; SCHUBERT 1948 ; SCHUBERT et al. 1951 ; STERN 1952). Bemerkenswert ist ihre Eigenschaft, sogar "nicht nierenfähige" Farbstoffe filterbar zu machen (SCHUBERT 1948 ; SCHUBERT et al. 1951 ; STERN 1952). Vermutlich geht dabei das PVP mit den Farbstoffen Verbindungen oben beschriebener Art ein. Der eigentliche Grund für die besonders gute Filtrierbarkeit PVP-gebundener Substanzen ist nicht geklärt, eine Veränderung der Permeabilitätseigenschaften von Basalmembran und Diaphragmen der Nierenglomeruli kann nicht ausgeschlossen werden (vgl. AMMON & MÜLLER 1949). Bei den Enteropneusten dagegen scheint PVP die Permeabilität der Diaphragmen nicht zu erhöhen, die Bindung des Goldsols an PVP könnte aber für die relativ schnelle Passage des Komplexes durch die Basalmembran entscheidend gewesen sein.

Die Reabsorptionsfähigkeit der Podocyten bzw. ihrer Pedicellen scheint bei Enteropneusten stark ausgebildet zu sein, ist allerdings bei diesen Tieren für sämtliche untersuchten vom Cöllothel abstammende Zellen charakteristisch. Oft findet man in den Pedicellen Vesikel, die als Pinocytosevesikel (WITTEKIND 1963) zu deuten sind ; die Vesikelreihen können durch Einfließen der Zellmembran ins Zellinnere und anschließende Membranfusion entstanden sein (BENNETT 1956). Entsprechende Erscheinungen sowie die Aufnahme von markiertem Protein wurden auch bei Nierenpodocyten mehrfach beschrieben (BENCOSME et al. 1959 ; KURTZ & FELDMAN 1962), sind also kein Spezialfall bei Enteropneusten. Natürlich besteht auch in diesem Fall das Problem, daß die Richtung des Vesikeltransportes nicht eindeutig feststellbar ist, es könnten z.B. auch Substanzen für die Basalmembran sezerniert werden. In dem Zusammenhang muß angemerkt werden, daß der Eichelglomerulus keine Mesangialzellen enthält, denen in der Wirbeltierniere wohl neben anderen Funktionen die Aufgabe des Auf- und Abbaus der Basalmembran zukommt.

Auch Phagosomen sind in den Podocyten nicht selten, jedoch erscheint eine Deutung dieser Strukturen als Nachweis eines transzellulären Transportmechanismus im Sinne RIEGEL's (RIEGEL & COOK 1975) zu gewagt. Viel wahrscheinlicher ist es, daß den Eichelglomeruluspodocyten noch die Fähigkeit zur Pino- und Phagocytose trotz weitgehender morphologischer Differenzierung seit ihrer Entstehung aus dem Cölothel erhalten geblieben ist.¹⁾

Weitaus merkwürdiger als die Bildung von Vesikeln und Phagosomen ist die Absorption des Goldsol-PVP, die offenbar nicht über einen elektronenmikroskopisch darstellbaren Mechanismus abläuft. Die Goldpartikel liegen nämlich nur selten von Membranen umschlossen, auch dort, wo sie akkumuliert zu sein scheinen. Ähnliche Ergebnisse, daß Metallkolloide die Zellmembran "penetrieren", haben auch EICHELBERG & WESSING (1971) an den Malpighischen Gefäßen von Drosophila erhalten. In diesen Organen wurden allerdings nur das Goldchlorid und das Silbersol, nicht das Goldsol, auf diese Weise transportiert. Akkumulation verschiedener Metallkolloide haben die Autoren ebenfalls beschrieben. In den Malpighischen Gefäßen ist aber der transzelluläre Stofftransport ihrer Ansicht nach quantitativ bedeutsamer als die 'Penetration' von Stoffen.

Im Hinblick auf diese Befunde kann man also nicht mit Sicherheit ausschließen, daß der Durchtritt durch die Zellmembran

¹⁾ Der Grund dafür, daß nur in einigen Podocyten Lysosomen mit Hilfe des GOMCRI-Tests nachgewiesen werden konnten, während benachbarte Zellen keine Reaktion gaben und daß auch nicht in allen Phago- und Autolysosomen einer Zelle die saure Phosphatase nachweisbar war, kann durchaus am Eindringen der Nachweis- oder auch Fixierungssubstanzen oder der vielleicht nicht optimalen Einwirkungsdauer gelegen haben. Lichtmikroskopische (BARGMANN 1932) und ultrahistologische (FARQUHAR & PALADE 1960, 1961) Untersuchungen an Nierenglomeruli unterstützen die Annahme, daß Podocyten auch Phagocytoseaktivität zeigen.

unmittelbar auf einer Wechselwirkung zwischen Schwermetallkolloid und Membranzmolekülen beruhen könnte. Interessant sind aber in diesem Zusammenhang die Untersuchungen über Wirkung von PVP auf verschiedene Gewebe. Zwar sind die Meinungen über die PVP-Einflüsse nicht einhellig, doch sprechen sämtliche Befunde dafür, daß PVP - zumindest solches von niederem bis mittlerem Molekulargewicht - beim Wirbeltier ohne nennenswerten Verlust aus dem Glomerulus austritt (HECHT 1955 ; HECHT & SCHOLTAN 1959 ; SCHOLTAN 1959 ; SCHUBERT 1948 ; STEELE et al. 1952). In den Tubulusepithelien findet dann wahrscheinlich eine Reabsorption des PVP statt, nachweisbar an der Veränderung der Zellen (ALLEN 1959, 1961) und der Aufnahme von PVP-adsorbiertem Farbstoff in die Epithelzellen (SCHUBERT et al. 1951 ; STERN 1952). Vor allem aber wird das PVP stark von Zellen des RES in den verschiedensten Organen absorbiert und ruft dort vielfach pathologische Veränderungen hervor (AMMON & MÜLLER 1949 ; HARTMANN 1952 ; HECKNER & GEHLMANN 1956 ; GALL et al. 1953 ; LEDER & LENNERT 1972 ; STERN 1952). In den Zellen wird PVP offenbar nicht abgebaut, was STEELE et al. (1952) mit C¹⁴-PVP nachwiesen. Das PVP kann über Jahre gespeichert bleiben und dann schwere pathologische Effekte hervorrufen (LEDER & LENNERT 1972). Niedermolekulares PVP wird allerdings zwar in die Zellen aufgenommen, aber offensichtlich auch wieder ausgeschieden. Von diesem Verhalten versprachen sich verschiedene Wissenschaftler (AMMON & MÜLLER 1949 ; SCHUBERT & SEYBOLDT 1952 ; SCHUBERT et al. 1951 ; STERN 1952), die mit Hilfe von PVP-Injektionen Farbstoffe aus Zellen auswaschen konnten, eine Technik zur Entgiftung. Im Zusammenhang mit der Filtration von Goldsol in den Glomeruli der Enteropneusten und der Art der Reabsorption der Goldsolpartikel in den Podocyten sind diese Ergebnisse insofern interessant, als sie dafür sprechen könnten, daß PVP nicht nur in Phagosomen liegt, sondern sich auch vielleicht zeitweise gelöst in den Zellen befindet. Dabei könnte es an in den Zellen befindliche zelleigene Substanzen gebunden werden,

soweit diese entsprechende Eigenschaften besitzen wie an PVP adsorbierbare Stoffe.

Trotz der Schwierigkeiten bei der Deutung der Membranvorgänge beim PVP-Goldsol-Transport bleibt bemerkenswert, daß die Podocyten eine Neigung zu Absorptionsvorgängen besitzen, die etwa den Eigenschaften der reabsorbierenden Nierenepithelien, ja sogar der Macrophagen der Wirbeltiere gleichkommt. Sie übertreffen in dieser Eigenschaft durchaus die an sich sehr phagocytoseaktiven Blutzellen, die injizierte Peroxidase und Ferritin genauso stark wie die Makrophagen der Wirbeltiere absorbieren und nur einen kleinen Teil des PVP-Goldsols aufnehmen. Während bei der Niere die Reabsorptionsfähigkeit der Podocyten zwar vorhanden, aber nicht von größerer Bedeutung ist (der Primärharn entspricht in seiner quantitativen Zusammensetzung dem filtrierbaren Anteil des Blutes, PVP gebundene Farbstoffe werden erst in den Tubuli reabsorbiert), zeigen die Eichelglomeruluspodocyten eine auffallende Tendenz zur Reabsorption. Dabei ist nach der Lage der Phagosomen und Vesikel anzunehmen, daß die gesamte Podocytenoberfläche zur Absorption gelöster und fester Stoffe besitzt. Substanzen, die nicht die Diaphragmen passieren können, werden wohl von den basalen Teilen der Pedicellen aufgenommen. In der Wirbeltierniere zeigen die Mesangialzellen eine wesentlich höhere Reabsorptionsaktivität als die Podocyten. Kolloidales Gold, kolloidales Thorium (FARQUHAR & PALADE 1962 ; KELLEY & COTRAN 1972) werden von ihnen ebenso aufgenommen wie Serumglobulin (MAURER et al. 1972). Die Enteropneusten besitzen, wie gesagt, keine Mesangialzellen. Ihre Podocyten haben jedoch viele ultrastrukturelle Gemeinsamkeiten mit Mesangialzellen, deren Ultrastruktur von den oben genannten Autoren sowie BARAJAS & LATTA (1963), BECKER (1972), MICHIELSON & CREEMERS (1968) beschrieben worden ist.

Ob es sich im Eichelglomerulus um einen lokalen oder einen zeitlichen (Systole-Diastole) Wechsel von Filtration und Reabsorption handelt, läßt sich aus den elektronenmikroskopischen Bildern nicht erkennen.

Ob ein Rückstrom von Wasser und Salzen unter den oben genannten Bedingungen stattfindet, bleibt auch auf Grund der cytologischen Gegebenheiten zweifelhaft, weil die Möglichkeit besteht, daß die Diaphragmen in der Richtung Cölom → Kapillare andere Permeabilitätseigenschaften besitzen als in Richtung Kapillare → Cölom.

Alle Eichelglomeruluspodocyten besitzen eine Cilie, die in die zwischen den Podocyten liegenden Cölomspalten reicht. Cilientragende Podocyten sind auch bei Haien (BARGMANN & HEHN 1971) und Neunaugen (YOUSON 1970) gefunden worden, über die Effektivität des Cilienschlags für die Filtration ist bei diesen Podocyten nichts bekannt. Da die Cilien der Eichelglomeruluspodocyten nur in den labyrinthartigen Spalten schlagen, scheinen sie eher für die Umwälzung des Filtrats geeignet, als daß sie einen gerichteten Abstrom erzeugen (was auch den Beobachtungen entsprechen würde). Bei Cyrtocyten und Cyrtopodocyten (BRANDENBURG 1966 ; KÜMMEL & BRANDENBURG 1961 ; KÜMMEL 1958, 1962, 1965 ; MCKANNA 1968 ; MOLLER & ELIAS 1974 ; NAKAO 1965 ; PONTIN 1964, 1966 ; zusammenfassend: BRANDENBURG 1975 ; KÜMMEL 1973, 1975) bewirken die Cilien einen Abstrom in einer mehr oder minder trichterartigen Reuse ; diese Situation trifft nicht unbedingt auf cilientragende Podocyten zu.

In den Podocyten ist ein umfangreiches System von Mikrotubuli und Mikrofilamenten ausgebildet, die vom Basalkörper und der Cilienwurzel ausgehend die ganze Zelle durchziehen und bis in die seitlichen Ausläufer und zu den Desmosomen einerseits, bis in die Pedicellen andererseits reichen ; bei Glosobalanus ist zudem noch der Kern in dieses Tubuli-Filamentensystem einbezogen. Mikrotubuli spielen bei vielen zellulären Prozessen eine Rolle (vgl. z.B. BARDELE 1973), z.B. dem Zellwachstum, dem gerichteten Stofftransport, dem Ablauf von Mitosen, haben aber auch häufig einfach nur eine Stützfunktion.

In größerer Anzahl als die Mikrotubuli treten Mikrofilamente in den Eichelglomeruluspodocyten auf. Mikrofilamente sind auch

für Nierenpodocyten (DEMARTINO & ZAMBONI 1966 ; DEMARTINO et al. 1969 ; DEMARTINO et al. 1973 ; LATTA 1970 ; PEASE et al. 1960 ; POLICARD et al. 1955) und für Mesangialzellen (ARAKAWA & KIMMELSTIEL 1969 ; BERNIK 1969 ; BECKER 1972 ; DEMARTINO & ZAMBONI 1966 ; DEMARTINO et al. 1969 ; HUHNS et al. 1962 ; LATTA et al. 1962) vielfach beschrieben. Sie wurden nicht nur als kontraktile Strukturen gedeutet, sondern auch von ACINNI et al. (1975) immunologisch-ultrahistochemisch als Actin bzw. actinartiges Material identifiziert. In pathologischen Fällen ist die Ablösung der Pedicellen und Kontraktion der Ausläufer nachgewiesen worden (DALTON & HAGENAUS 1969). Ob eine Eigenkontraktion der Eichelglomeruluskapillaren durch die Kontraktion der Ausläufer und Pedicellen erreicht werden kann, bleibt zweifelhaft, weil von den Podocyten keine ringmuskelartigen Schichten gebildet werden. Sicher kann aber durch leichte Kontraktion der Ausläufer das Kollabieren der Kapillaren während der Diastole verhindert werden. Ob es auch unter Normalbedingungen zum Abziehen der Pedicellen von der Basalmembran kommt, ist zweifelhaft, denn zwischen den Füßchen befinden sich die Diaphragmen, welche sicher nur begrenzt dehnbar sind. Auch weisen die Pedicellen zur Basalmembran hin oft hemidesmosomenartige Strukturen auf.

Das gemeinsame Auftreten von Mikrotubuli und Filamenten ist von TILNEY & GIBBINS (1969) auch bei Mesenchymzellen von Echinodermenlarven beschrieben worden. Die Autoren halten dieses System für kontraktile und sprechen es als Bewegungsapparat an. Bemerkenswert ist, daß sich in diesem Fall die Tubuli und Filamente wie bei den Eichelglomeruluspodocyten von Basalkörpern zu den peripheren Zellbereichen erstrecken. Daß die Mikrotubuli in beiden Fällen Stützstrukturen sein dürften und der Aufrechterhaltung der Form dienen, widerspricht erstgenannter Funktion nicht.

Außerdem ist nicht auszuschließen, daß die Mikrotubuli für einen gerichteten Stofftransport in der Podocyte entscheidend

sind, etwa in dem Sinne, wie es von Suktorien und Heliozoen (zusammenfassend : BARDELE 1973, 1974), aber auch von Nervenzellen bekannt ist.

Bei Glossobalanus stehen Mikrotubuli und Filamente auch mit dem Kern im räumlichen Zusammenhang. Der Kern der Glomerulusepithelzellen erscheint entweder oval oder bei Balanoglossus mehr oder minder gelappt und bei Glossobalanus tief eingebuchtet, ja teilweise durchschnürt. Vom ovalen Bau abweichende Kernformen treten im Tierreich relativ häufig in verschiedenen Geweben auf. Auffallend ist aber bei Glossobalanus die enge Beziehung des Kerns zu Mikrotubuli und Filamenten. Solche Erscheinungsbilder sind bereits bei verschiedenen Kernen beschrieben und als Amitosen gedeutet worden (BUCHER 1959, 1963 ; GRUNDMANN 1963). PEHLEMANN (1968, 1971) beschreibt den Vorgang der Amitose an Hand von elektronenmikroskopischen Bilder folgendermaßen: Die Kerne erscheinen im Stadium der beginnenden Amitose stark gelappt ; besonders der Kernhals, die Brücke zwischen den beiden Hauptanteilen des Kerns , hat einen sehr unregelmäßigen Umriss. An diesem dünnen Kernhals setzen Mikrotubuli an. Ein großes Golgifeld liegt auf der einen Seite der Einschnürungszone. Die beiden Kernteile zeigen stets tiefe Längseinschnürungen, die auf der dem Golgiapparat abgewandten Seite dichter und länger sind. Die große Ringeinschnürung liegt etwa in der Mitte der beiden Kernteile und durchzieht auch die Längseinfaltungen.

Derartige Längseinschnürungen findet man bei den Kernen des Glomerulus von Glossobalanus nicht.

Wichtig ist die Deutung des Golgiapparates, den PEHLEMANN (1968) im Zusammenhang mit der Ausrichtung der Mikrotubuli sieht, da er nie auf der Seite des Golgifeldes die Mikrotubulibündel fand. Eine derartige Beziehung war bei den Cölothelkernen des Enteropneustenglomerulus nicht festzustellen, hier findet man den Golgiapparat auch in Nähe des Tubuli-Filament-systems.

PEHLEMANN (1968) stellte fest, daß in den nach seiner Auffassung amitotischen Zellen keine Cilienschäfte ausgebildet

werden. Das Basalkorn der rudimentären Cilien dient selbst als Centriol und bildet ein zweites Centriol aus ; von diesen beiden gehen die Mikrotubuli ab, die den Kernhals umschließen. Die amitotisch erscheinenden Kerne des Glomerulus von Glossobalanus zeigen entsprechende Einschnürungen. In einigen Zellen umschließen auch hier Mikrotubuli den Kernhals.

Es ist möglich, daß man in diesem Fall Anschnitte sieht, die etwas oberhalb der Ansatzstelle der Tubuli an der Kernmembran liegen. In anderen Fällen erhält man eher das Bild einer Durchschnürung von zwei Seiten her ; die Tubuli scheinen dann nicht ringförmig den Kern zu umschließen, sondern inserieren sowohl in der Einschnürung als auch an den beiden Hauptteilen des Kerns. Hier entsteht der Eindruck, daß die beiden Kernteile auseinander gezogen werden. Ähnliche Bilder findet man bei Megakaryocyten der Milz (HOFFMANN 1968). Ein weiterer Unterschied zu PEHLEMANN's Befunden liegt darin, daß die Cilie einer Glomeruluspodocyte stets gut ausgebildet ist. Ihr Schaft und erster Basalkörper entsprechen vollständig den von NØRREVANG (1964, 1965) abgebildeten Cilien der Epidermiszellen von *Harrimania kupfferi*. Der zweite Basalkörper ist also nicht in ein Centriol umgewandelt - an ihm setzt eine Cilienwurzel an - , sondern müßte zusätzlich die Funktion eines Centriols übernehmen.

DINGEMANS (1969) stellt fest, daß der cilienlose Basalkörper zunächst Centriolfunktion haben kann und daß solche Zellen, die entweder embryonal sind und daher noch keine Cilien besitzen, oder denen infolge experimenteller Beeinflussung die Cilien verloren gegangen sind, eine viel höhere Mitoserate zeigen. DINGEMANS (1969) selbst folgert daraus : "Considering that centriols cannot simultaneously be involved in mitosis and constitute a part of the basal structure of a cilium, the reverse relationship between the presence of 9+0 cilia and the occurrence of mitoses is not surprising."

Die von DINGEMANS (1969) beschriebene Beziehung zwischen Mitose und Cilium entspricht der von PEHLEMANN (1968) diskutier-

ten zwischen Amitose und Cilium. Solange keine zwingenden Gründe dafür bestehen, daß ausgebildetes Cilium und ein als Centriol fungierender Basalkörper nicht gleichzeitig vorkommen, erscheint es daher grundsätzlich möglich, daß die Befunde an den Kernen der Glomerulusepithelzellen als Amitosen deutbar sind, auch wenn das Cilium voll ausgebildet ist. Die Teilung des Centriols bzw. Basalkörpers konnte aber nie eindeutig nachgewiesen werden.

PEHLEMANN (1968) vermutet, daß der Golgiapparat wegen seiner unterschiedlichen Ausbildung während der einzelnen Amitosestadien bei den Interrenalzellen von Rana an der Zellmembranbildung beteiligt sein könnte. Der Golgiapparat der Glomerulusepithelzellen von Glossobalanus tritt zwar auch in unterschiedlichen Formen auf, doch scheint dies eher an den verschiedenen Anschnitten zu liegen und unabhängig vom Zustand der Kerndurchschnürung zu sein.

Für die Annahme, daß die Kernteilung im Glomerulusepithel von Glossobalanus amitotisch erfolgt, spricht das Fehlen jeglicher mitotischer Teilungsbilder. Es verdient besondere Beachtung, daß auch bei Tieren, deren Eichelns sich zur Zeit der Fixierung in der Regeneration befanden, keine Mitosen im Glomerulusepithel nachweisbar sind. Als Beweis darf das aber nicht angesehen werden. FRANKE (1970) beschreibt z.B. Filamente, die er als Muskelfilamente deutet, welche an der äußeren Kernmembran ansetzen. Mit Teilungsvorgängen haben diese Strukturen offenbar nichts zu tun. Die Wahrscheinlichkeit einer amitotischen Teilung ist nicht größer als die eines Ersatzes verlorener Epithelteile durch Cölomocyten. Aus den Beschreibungen von DAWYDOFF (1902, 1907 a,b, 1909) geht hervor, daß große Teile des Cölothels bzw. der Muskelzellen in kurzer Zeit durch Cölomocyten regeneriert werden. Die zunächst totipotenten Wanderzellen differenzieren sich aus, nachdem sie in das entsprechende Gewebe eingewandert sind.

Im Glomerulusepithel fallen einige Zellen, bei denen keine Füßchen erkennbar sind, durch ihr elektronendichteres Plasma

auf. Diese liegen der Basalmembran der Glomeruluskapillaren mit Ausläufern auf. Man kann vermuten, daß diese Zellen Cölomocyten darstellen, die in das Glomerulusepithel eingetreten sind. Sie ähneln sehr den zwischen den Cölomepithelien gelegenen Wanderzellen bei Echinodermen (BACETTI & ROSATI 1968 ; BARGMANN & BEHRENS 1963, 1964 ; BARGMANN & HEHN 1968). Diese festhaftenden Wanderzellen lassen sich bei Glossobalanus als Ersatzzellen deuten.

Die Annahme, daß die differenzierten Cölothelzellen gar nicht mehr teilungsaktiv sind, wird auch durch die Befunde von CARY (1933) an Muskelzellen von Ptychodera in vitro unterstützt. Diese Muskelzellen vermehren sich in Kultur nicht und bleiben relativ hochdifferenziert.

5.2.3 Die reabsorbierenden Organe

Wie schon bei der Abhandlung der Filtrationsstrukturen dargestellt wurde, ist es durchaus naheliegend, daß bereits im Eichelglomerulus Reabsorption stattfindet. Es ist aber nicht zu erwarten, daß er allein diese Aufgabe erfüllt, sondern daß darauf spezialisierte Zellen oder Gewebe zu finden sind, wie das bei vielen anderen Tierarten der Fall ist, bei denen am einen Ort der Primärharn durch Filtration gebildet, am anderen durch Reabsorption und Sekretion verändert wird (z.B. Wirbeltierniere, Antennendrüse, Metanephridien, Protonephridien). Dabei unterscheidet sich der Filtrationsort morphologisch und feinstrukturell meistens stark vom Reabsorptions- und Sekretionsbereich. Während allein aus der Feinstruktur die Entscheidung darüber, ob in einem Organteil überwiegend Sekretion oder Reabsorption stattfindet, nicht unmittelbar zu treffen ist, kann man jedoch vielfach die durch physiologische Messungen erschlossenen Harnbildungsprozesse mit zellulären Strukturen korrelieren, z.B. bei der Niere (zusammenfassend : MOFFAT 1975 ; ORLOFF, BERLINER & GEIGER, ed. 1973). Auch bei den Exkretionsorganen verschiedener Krebse (PARRY 1960 ; SCHLIEPER & HERRMANN 1930 ; zusammenfassend : RIEGEL 1975)

und Mollusken (zusammenfassend : MARTIN et al. 1975 ; POTTS 1975 ; SCHIPP & BOLETZKY 1975) sowie bei Malpighischen Gefäßen (zusammenfassend : EICHELBERG & WESSING 1975 ; MADRELL & GARDINER 1974 ; WESSING & EICHELBERG 1975) ist es möglich die verschiedenen Vorgänge bestimmten Organabschnitten zuzuordnen. In allen diesen Fällen handelt es sich um Exkretionsorgane mit spezifischen Ausführgängen. Wesentlich schwieriger sind die Verhältnisse im Eichelcölom bei Enteropneusten zu beurteilen. Das Filtrat wird gleich nachdem es den Glomerulus verlassen hat in der Eichel mit dem eingestrudelten Meerwasser durchmischt. Eine echte Sekundärharnbildung ist daher nicht möglich, eine Absorption müßte unabhängig von der Zusammensetzung des Primärharns erfolgen. Man weiß, daß verschiedene Elemente in den Enteropneusten angereichert werden (BARRINGTON 1963 ; DE JORGE et al. 1965, 1968) vor allem das Jod (was bereits SPENGLER 1893 auffiel). Für diese Anreicherung könnte sowohl eine Rückgewinnung aus dem Harn, als auch eine direkte Resorption aus Nahrung und Meerwasser entscheidend sein. Für den Absorptionsvorgang kommen fast alle Zelltypen des Eichelcöloms in Frage mit Ausnahme der Stützzellen und Nervenzellen. Bei diesen Cölomzellen ist Pino- und Phagocytose ein charakteristisches Merkmal.

Die freibeweglichen Cölomocyten können überall Stoffe aufnehmen und diese weitertransportieren. Die Beobachtung, daß sie zwar Ferritin aufnehmen, nicht aber Tusche, spricht dafür, daß sie befähigt sind, Stoffe zu unterscheiden. Dies könnte insofern von Nutzen sein, als die Cölomocyten mit den verschiedensten, zufällig in die Eichel eingestrudelten Materialien in Berührung kommen.

Die Aufnahme von Exkreten durch Cölomocyten ist von sehr vielen wirbellosen bekannt, in den meisten Fällen aber handelt es sich dabei nicht um Reabsorptions- sondern um Ausscheidungsvorgänge.

JOHNSON (1969), JOHNSON et al. (1970) haben bei Seeigeln neben begeißelten, mucopolysaccharidabscheidenden Cölomocyten auch solche gefunden, die in ihrer Struktur Leukocyten ähneln

und phagocytieren. Für den Stofftransport durch den Cölo-
raum aber scheinen die Cölomocyten der Echinodermen höchstens
eine untergeordnete Rolle zu spielen (MILLOT 1967) ; der
Hauptteil des Transportes erfolgt durch den Strom der Cölo-
flüssigkeit (BOOLOOTIAN & GIESE 1959 ; CUËNOT 1891 ; DELAUNY
1931, 1934 ; FERGUSON 1964 ; ROBERTSON 1939), die von cilien-
tragenden Epithelien in stetem Umlauf gehalten wird (KINDRED
1924).

Andere Autoren sehen in den Cölomocyten der Echinodermen
durchaus bedeutende Transportzellen für Exkrete (KINDRED
1924), für Nährstoffe (ANDREW 1962 ; LIEBMAN 1950), für Pig-
mente (MILLOT & JACOBSON 1950) und für CaCO_3 der Spiculae
(BOOLOOTIAN 1962). Da sich die Cölomocyten der Echinodermen
feinstrukturell sehr voneinander unterscheiden (CHIEN et al.
1970 ; VETHAMANY & FUNG 1970), ist anzunehmen, daß ihnen auch
verschiedene Aufgaben zukommen. Einschränkend muß festgestellt
werden, daß die Echinodermen geschlossene Cölomräume besitzen,
in denen ein Stofftransport in der Cölomflüssigkeit durchaus
möglich ist. Die Cölomräume der Enteropneusten dagegen stehen
direkt (Eichel, Kragen) oder indirekt (Rumpf) mit der Au-
ßenwelt in offener Verbindung. Deshalb erscheint es für die
Eichelwürmer ein Stofftransport mit Hilfe freibeweglicher Zel-
len durchaus relevant. Die Tatsache, daß die im Phasenkontrast-
mikroskop beobachteten Cölomocyten Ferritin phagocytierten,
ist allerdings kein Beweis, daß sie an der Reabsorption der
relativ niedermolekularen Stoffe des Ultrafiltrats entschei-
denden Anteil haben.

Die Beteiligung an Reabsorptionsvorgängen ist in der Eichel
noch von den Epithelmuskelzellen und den polaren und den apo-
laren Cölothelzellen zu erwarten.

Die Muskelzellen, besonders ihre Zelleiber, sind reich an
ER, Vesikeln und Granula. Auch multilamelläre Körper treten
auf. Bei ihnen ist durchaus eine hohe Stoffwechselaktivität
zu erwarten, die sich nicht ausreichend mit ihrer geringen Kon-
traktionsaktivität erklären läßt. Für niedrige Kontraktions-

aktivität spricht, daß Mitochondrien in der Umgebung der Fibrillen weitaus weniger vorhanden sind, als man auf Grund der Funktion erwarten könnte (vgl. Wirbeltiermuskulatur ; z.B. BLOOM & FAWCETT 1968 ; PORTER & BONNEVILLE 1965 ; THREADGOLD 1967). Muskelzellen mit sehr vielen Organellen und Einschlüssen beschreiben bei Echinodermen BARGMANN & BEHRENS (1963) in der Körperwand, (1964) in den Thiedemannschen Organen, BARGMANN & HEHN (1968) im Axialorgan, BACETTI & ROSATI (1968) in den Polischen Blasen. In allen diesen Organen sind die Cölomepithelien ähnlich wie bei den Enteropneusten aufgebaut.

Auch bei den glatten Muskelzellen im Epithel des juxtaglomerulären Apparates von Säugetieren wurde ein bemerkenswerter Organellenreichtum und eine Vielzahl von Vesikeln gefunden (BARAJAS & LATTA 1963 ; HATT 1967 ; LATTA et al. 1962). Allerdings werden die Befunde von den Autoren immer im Zusammenhang mit einer innersekretorischen Funktion (Renin-Angiotensinsynthese) gesehen.

Aus den bisherigen ultrahistologischen Untersuchungen an Cölomepithelien von Enteropneusten (DILLY 1969 ; NØRREVANG 1965) geht hervor, daß diese überwiegend aus polymorphen Zellen gebildet werden, von denen einige Muskelausläufer besitzen. ER, Vesikel, Phagosomen und multilamelläre Körper in diesen Cöllothelzellen von Enteropneusten erinnern an die Verhältnisse bei den obengenannten Organen der Echinodermen und deuten auf einen hohen Stoffumsatz hin. Hinzu kommt, daß die Resorptionsaktivität der Cöllothelien bei Echinodermen mehrfach experimentell nachgewiesen wurde. ^{14}C -Aminosäuren, die ins Cölominjiziert wurden, waren bereits nach einer Stunde von den Cöllothelien, dem Bindegewebe und den cölomnahen Organregionen aufgenommen und nach 24 Stunden in den Ambulacralfüßen und im Hämalseptum nachweisbar (FERGUSON 1970). Ins Metacöl injizierte ^{14}C -markierte Zucker wurden bei Holothuriern in den Geweben des Darms, der Wasserlungen, den Cöllothelien des Hämalsystems und in der Cölomwand angereichert (KRISHNAN & KRISHNASWAMY 1970). Im Zusammenhang mit der

großen Resorptionsbereitschaft der Cölomepithelien ist der Befund von FERGUSON (1970) interessant, daß ^{14}C -Aminosäuren fünf Tage nach Injektion ins Cölom zwar in allen Cölothelien, aber nicht in der Epidermis gefunden wurden, was zunächst für einen geringen Stoffaustausch zwischen Cöllothel und Epidermis spricht, jedoch auch einen Hinweis darauf geben könnte, wie unbedeutend der Weitertransport der vom Cöllothel aufgenommenen Substanzen z.B. über das Blut ist.

Bemerkenswert ist, daß die Cölomepithelzellen der Thiedemannschen Organe genau wie die Cölomocyten zur Aufnahme von Tusche befähigt waren (KOWALEWSKI 1889). BARGMANN & BEHRENS (1964) fanden, daß sie nicht nur Tusche und Farbstoffe anreichern, sondern daß viele ihrer Zellen macrophagenartig aussehen.

Polymorphe Zellen, die ein im elektronenmikroskopischen Schnitt locker erscheinendes Epithel bilden, sind zwar typisch für die Cöllothelien der Enteropneusten und Echinodermen, aber nicht auf diese Tiere beschränkt. Eine verblüffende Ähnlichkeit mit den Epithel- und Basalmembrananlagen im Eichelcölom zeigen die Abbildungen von Seitenventrikeln des Gehirns von Kaninchen (LEONHARD 1970) ; hier treten Basalmembranlabyrinth auf, deren Zwischenräume größtenteils von polymorphen Ependymzellen erfüllt sind. Der Autor deutet dieses System im Zusammenhang mit Stofftransport und Liquorverschiebungen.

Ob die polaren Eichelcöllothelzellen eine wichtigere Rolle beim Flüssigkeitstransport spielen als die apolaren, kann allein aus den strukturellen Gegebenheiten nicht entschieden werden. Bei ihnen ist jedenfalls die Ähnlichkeit mit auf Flüssigkeits- und vor allem auf Ionentransport spezialisierten Zellen (KLYNES 1971) am größten. Ihre basalen Einfaltungen kann man durchaus im Zusammenhang mit Stofftransportvorgängen im Sinne von BERRIDGE & OSCHMAN (1972) sehen, obwohl die Zellen mit basalen Einfaltungen nicht über längere Strecken so gleichmäßig auftreten wie z.B. im Nierentubulus (vgl. z.B. CRAYEN & THOENES 1975 ; DALTON & HAGUE, ed. 1967 ; FORSTER 1975 ; FRÖMTER 1975 ; MOFFAT 1975 ; ORLOFF, BERLINER & GEIGER, ed. 1973 ;

OSCHMAN & BERRIDGE 1971 ; ULLRICH 1973) oder in den Malpighischen Gefäßen (z.B. BERRIDGE & OSCHMAN 1972 ; WESSING & MICHELBERG 1975). Im proximalen Tubus der Säugetierniere kann man drei Segmente feststellen, denen auch eine unterschiedliche Transportaktivität mit verschieden hohem Energieverbrauch zugesprochen wird. Der erste Abschnitt wird von Zellen gebildet, die tiefe basale Einfaltungen, langgestreckte Mitochondrien, starke seitliche Verzahnungen und einen langen, dichten Bürstensaum besitzen. Im zweiten Abschnitt sind sind Einfaltungen, seitliche Verzahnungen und Bürstensaum der Zellen kürzer, außerdem treten Lysosomen auf. Die würfelförmigen Zellen des dritten Abschnittes zeigen zwar noch lange Mikrovilli, jedoch kaum mehr basale Einfaltungen und seitliche Verzahnungen, sie enthalten jedoch mehr Microbodies und granuläres ER (MAUNSBACH 1973 ; MOFFAT 1975). Bei anderen Wirbeltieren überwiegen einzelne dieser Zelltypen in den Nierentubuli; den polaren Eichelcöllothelzellen ähneln am ehesten die von ROBERTS & SCHMIDT-NIELSEN (1966) abgebildeten Tubuluszellen von Geckos. Wenn auch noch nicht zweifelsfrei bewiesen ist, daß die Transportrate nur abhängig vom Ausbildungsgrad der basalen Einfaltungen und seitlichen Verzahnungen ist, so sprechen z.B. die Befunde von LARSSON (1975) durchaus für eine Korrelation, jedenfalls innerhalb der Entwicklungsstadien des Nierentubulus einer Tierart. Daß man auch aus dem Vergleich der Tubulusepithelien nicht verwandter Tiere direkt auf die Größenunterschiede in den Transportraten schließen könnte, ist bisher nicht schlüssig bewiesen (vgl. KEYNES 1971 ; OSCHMAN & BERRIDGE 1971 ; PICKERING 1975 ; BULGER 1965 a,b, 1969). Auch bei den bestimmt am Stofftransport beteiligten Pylorusanhängen der Seesterne sind die basalen Labyrinth ihrer Wandzellen sehr unregelmäßig strukturiert (BARGMANN & BEHRNS 1968). Hier ist wie bei den ein basales Labyrinth besitzen Eichelcöllothelzellen auch eine sehr geringe Zahl von Mitochondrien nachweisbar.

Die cilientragenden Epithelzellen des Eichelporus bewirken wohl lediglich den Einstrom von Wasser. Die sie stets umge-

benden sphinkterartigen Muskelzellen dienen hauptsächlich dem Verschuß des Porus. Wenn auch zugleich mit dem Meerwasser Exkrete den Eichelporus passieren, ist es doch zu gewagt, ihn wie DAWYDOFF (1907) als Nephridium zu bezeichnen. Nephridien, wie sie von GOODRICH (1947) beschrieben werden, sind Harnbildungsorgane, an denen die Prozesse Filtration, Reabsorption und Sekretion oder zumindest die zwei letzten stattfinden. In diesem Sinne könnte höchstens die ganze Eichel als Nephridium verstanden werden.

5.3 S c h l u ß b e t r a c h t u n g

Zusammenfassend läßt sich folgendes sagen: Der Glomerulus kann seiner Ultrastruktur nach als Organ verstärkter Ultrafiltration angesehen werden. Die Filtration von Goldsol und Lissamingrün bestätigen diese Deutung. Die Lage des Glomerulus unmittelbar hinter einem blutdruckerzeugenden Organ (Perikardialvesikel mit Eicheldarm) macht wahrscheinlich, daß der hydrostatische Druck des Blutes für den Filtrationsprozeß ausreichend hoch ist. Der lichtmikroskopisch erkennbare Aufbau des Glomerulus scheint zunächst mit dieser Deutung schwer vereinbar. Man kann sich aber durchaus vorstellen, daß dieser Bau dazu beiträgt, daß Filtration und Reabsorption lokal und zeitlich wechselnd bereits im Glomerulus auftreten.

Als Ort der Reabsorption kann auf Grund seiner Feinstruktur das mit verschiedenen Cölotheldeszenten ausgefüllte Eichelcölom, insbesondere der caudale Bereich, verstanden werden, wobei offen bleibt, welche Stoffe reabsorbiert werden.

Das die intakte Eichel von Bedeutung für das Volumenregulationsverhalten bei Balanoglossus ist, wurde im Versuch nachgewiesen. Auffällig ist in diesem Zusammenhang, daß Glossobalanus die Eichel und die Eichelorgane viel schneller als andere Körperteile regeneriert (DAWYDOFF 1902, 1909), was einen Hinweis darauf geben könnte, daß den Eichelorganen eine für längeres Überleben der Tiere entscheidende Bedeutung zukommt.

6. ZU DEN VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUN- GEN DER ENTEROPNEUSTEN

Im Folgenden soll kurz dargestellt werden, welche Relevanz die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit für die Aussagen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Enteropneusten zu anderen Tiergruppen haben. Der Versuch einer Homologisierung von Organen der Branchiotremen, Echinodermen und Chordaten wird dadurch erschwert, daß nicht nur die Enteropneusten, sondern auch die Echinodermen und niederen Chordaten hinsichtlich ihrer Histologie und Feinstruktur recht unbefriedigend untersucht sind. Insbesondere betrifft die Echinodermen sind die Angaben der verschiedenen Autoren oft widersprüchlich. Aus diesem Grunde kann in der folgenden Diskussion kein gesichertes Verwandtschaftssystem abgeleitet werden. Es wird lediglich aufgezeigt, wo die genauere Untersuchung voraussichtlich eine Klärung der phylogenetisch - systematischen Verhältnisse erbringen könnte.

Zunächst wird die eingangs erwähnte Annahme einer Homologie von "Eichelcölom" und Axialkomplex der Echinodermen diskutiert. Anschließend wird versucht, die Befunde mit den Ergebnissen von Untersuchungen an anderen Organen der Echinodermen und Chordaten in Bezug auf ihre phylogenetische Deutung zu vergleichen.

6.1 Zur Homologie von Eichelcölom und Axialkomplex

Den ersten Hinweis auf eine Homologisierbarkeit dieser Organe gab SCHIMKEWITSCH (1890), der eine mögliche Homologie von Eichelporthe und Steinkanal erwähnt, allerdings keine genaueren Angaben zur Begründung dieser Annahme macht. MORGAN (1891 a,b) weist darauf hin, daß Perikardialvesikel und Dorsalsäckchen der Asteriden als homolog zu betrachten seien. REMANE (1950) stellt zusammenfassend fest: "Der Axialsinus umschließt einen blutgefäßreichen Körper, das Axialorgan und dieser entspricht zweifellos in seinem Hauptteil dem Glome-

culus der Hemichordata, auch der Herzbereich und das Perikard (=Dorsalsack) lassen sich in Spuren wiederfinden."

Aus den Angaben über die Feinstruktur des Axialorgans (BARGMANN & HEHN 1968 ; HOLLAND 1970 ; LECLERC 1973 ; LECLERC et al 1972) läßt sich nur schwerlich entnehmen, daß es mit dem Glomerulus übereinstimmend gebaut ist. Nur BARGMANN & HEHN (1968) bilden podocytenartige Zellen und Muskeln ab, die gewisse Ähnlichkeit mit dem Gewebe des Glomerulus besitzen und auf eine entsprechende Funktion hindeuten. Die Angaben von HOLLAND (1970), LECLERC (1973) und LECLERC et al.(1972), scheinen dem zu widersprechen. Diese Autoren halten das Organ für lymphknotenähnlich.

Über die Funktion des Axialorgans bestehen ohnehin unterschiedliche Auffassungen (BOOLOOTIAN & CAMPBELL 1964 ; HARMANN 1887 ; JACOBSON & MILLOT 1953 ; HYMAN 1955 ; KAWAMOTO 1927 ; MILLOT 1966 ; MILLOT & VEVERS 1968 ; VERCHOWSKAJA 1931). Da die anatomischen und feinstrukturellen Befunde für die Aussage über die Homologisierbarkeit von Axialorgan und Eichelglomerulus unzureichend sind, soll zunächst die Ontogenie dieser Organe bei Enteropneusten und Echinodermen verglichen werden, insbesondere, welche Cölombereiche zu welchen Organen werden.

Die Cölomentwicklung der Tornarien stimmt mit der der Echinodermenlarven weitgehend überein: Innerhalb der Klasse der Enteropneusten findet man verschiedene Formen der Cölomentwicklung. Bei allen Formen wird zunächst ein Divertikel am Urdarmdach abgeschnürt, genau wie bei den Echinodermen. Bei dem von DAVIS (1908) für *Saccoglossus pusillus* beschriebenen Entwicklungstyp gehen die weiteren Cölome durch Abschnürung aus dem Axocöl (=Protocöl) hervor. Bei den anderen Enteropneustenarten entstehen das Hydrocöl (=Mesocöl) und Somatocöl (=Metacöl) in sehr verschiedener Weise aus der Urdarmwand. Ähnliche Verhältnisse findet man bei den Echinodermen, wo bei der Mehrzahl der Arten die Cölomentwicklung (AGASSIZ 1864 ; GEMMILL 1912, 1914 ; HYMAN 1955 ; MCBRIDE 1890, 1911)

ungefähr der von *Saccoglossus pusillus* entspricht. In der weiteren Entwicklung lassen sich eine Reihe von Vergleichen zwischen Echinodermen und Enteropneusten ziehen.

Das Axocöl der Enteropneusten bleibt auch während der Metamorphose in seiner ursprünglichen Form als einfaches Säckchen erhalten, es bildet lediglich dorsal einen Kanal zur Körperoberfläche und wird zum Eichelcolom. Kurz vor der Metamorphose entsteht das Perikardialvesikel als rechtsseitige Abschnürung von Zellklumpen aus dem Axocöl (BATESON 1884, 1885, 1886 ; BOURNE 1889 ; DAWYDOFF 1907 ; MORGAN 1891 ; RAO 1953 ; RITTER 1904). STIASNY (1941) dagegen meint, daß das Perikardialvesikel ein Säckchen ektodermalen Ursprungs ist, das erst später vom Epithel des Axocöls zusätzlich umgeben wird. Die ultrastrukturellen Befunde, daß Muskelzellen auf der Innenseite des Perikardialvesikels liegen, lassen sich eher mit erstgenannter Auffassung als mit der von STIASNY vereinbaren. Zu der Zeit, wo die Wand des Perikardialvesikels die viscerale Wand des Axocöls erreicht hat, beginnt diese apikal und dorsal des Perikardialvesikels zu proliferieren und bildet dabei die Lakunen des Glomerulus aus. Zugleich wächst der Eicheldarm zwischen die viscerale, ventrale Wand des Axocöls und die ventrale Wand des Perikardialvesikels ein.

Die Entwicklung des Axialorgans der Echinodermen unterscheidet sich insofern von der Entwicklung des Eichelglomerulus, als sich noch während der Larvalentwicklung das Axocöl in zwei Hälften aufspaltet. Das linke Axocöl bildet einen Kanal zur Körperoberfläche, der später mit einem Kanal des Hydrocöls zum Steinkanal verwächst. Bei *Asterias* entwickelt sich das linke Axocöl zu einem langen Sack, dessen Gewebe in der Nähe des Steinkanals proliferiert und Blutlakunen bildet (BURY¹⁾; MCBRIDE 1896, 1903). Dieses Lakunensystem wird als Axialdrüse oder Axialorgan bezeichnet. Das rechte Axocöl wird reduziert und bildet offenbar das Dorsalsäckchen, das den Anfangsteil des axialen Blutsinus umschließt. Bei anderen Arten wird das rechte Axo-

¹⁾ zitiert nach HAMANN 1885

cöl völlig reduziert und das Dorsalsäckchen aus der Wand des linken Axocöls gebildet. (Teilweise findet man Angaben, daß es aus dem Ektoderm stamme (HYMAN 1955)). Das Axialorgan wird von HAMANN (1885, 1887) als ein von einschichtigem Epithel bekleidetes System von vorzugsweise in Längsrichtung verlaufenden Hohlräumen dargestellt. CUEVOT (1891) meint, daß es keine Kanäle, sondern ein netzförmiges Lückensystem wäre.

Bei den Echiniden wird das linke Axocöl bei der Metamorphose zurückgebildet. Dafür wird das rechte nach oral verlängert und umschließt die Zentrallakune, von der Kapillaren in das Axialorgan abzweigen. Da bei den adulten Echiniden das (bei Asteriden den gesamten Komplex umschließende) linke Axocöl fehlt, liegen die Lakunen des Axialorgans frei im Somatocöl.

Die Entwicklung der Bereiche des Axocöls bei Enteropneusten und Echinodermen spricht für die Homologie. Der Dorsalblase der Asteriden entspräche das Perikardialvesikel der Enteropneusten. Bei den Echiniden ist der entsprechende Cölomteil als Lumen des Hauptteils des Axialorgans vorhanden (Abb.3b). Auf der von STRENGER (1973) veröffentlichten Abbildung erkennt man, daß seine ventrale Wand die Zentrallakune fast ganz umschließt und nur dort Spalten bleiben, wo das Blut in die Kapillaren fließt. Dieser Struktur ähnelt durchaus das Perikardialvesikel verschiedener Spengeliden (SPENGEL 1893, 1907 ; WILLEY 1893, 1894, 1898 a,b,1899). Das Axialorgan entspräche einem etwas verlängertem Glomerulus. Wäre es wie der Eichelglomerulus ein Filtrationsorgan, müßte sein Filtrat bei Asteriden wie bei Enteropneusten in das linke Axocöl und durch dessen Ausführgang (Steinkanal) nach außen abfließen. Bei den Echiniden würde dagegen ins Somatocöl filtriert, da vom linken Axocöl höchstens noch Reste als Teile des Steinkanals vorhanden sind.

Leider sind in der Literatur die Vorgänge der Bildung von Perikardialvesikel und Dorsalsack nur sehr unzureichend dargestellt, ebenso fehlen genaue Angaben über die Entwicklung, Aufbau und Anordnung der Blutlakunen im Axialorgankomplex.

Gerade aber dem Aufbau des Blutlakunensystems kommt für die Homologisierung eine besondere Bedeutung zu. Auffallend ist jedenfalls, daß das Axialorgan mit seiner zugehörigen "Pumpeinrichtung" topografisch zentral im Kreislauf liegt. Es wird von den aus dem Somatocölbereich kommenden Blutlakunen gespeist und stellt die Verbindung her zu dem Lakunenring des Hydrocöls. Das erinnert an die Verhältnisse bei Enteropneusten, bei denen das aus dem Rumpfkreislauf (und peripheren Eichelkreislauf) zurückfließende Blut zunächst Zentrallakune und Glomerulus passieren muß, ehe es in den Gefäßring des Kragens (=Hydrocöl) weiterfließen kann.

Das Eichelcölom einschließlich seiner cölomatischen Organe enthält eine Vielzahl ultrastrukturell verschiedener Zelltypen. Ähnliche Zellen wie im Eichelcölom sind von mehreren Autoren (BARGMANN & HEHN 1968 ; HOLLAND 1970 ; LECLERC 1973 ; LECLERC et al. 1972) auch im Axialorgan beschrieben worden. Von den verschiedenen Autoren wurden jeweils unterschiedliche Zelltypen beschrieben, und daher ist die Funktion dieses Organs auch unterschiedlich gedeutet worden; wahrscheinlich beruhen die unterschiedlichen Angaben darauf, daß der Axialkomplex an unterschiedlichen Stellen geschnitten wurde oder das verschiedene Echinodermenarten untersucht wurden.

Eine Exkretionsfunktion des Axialorgans wurde bisher nicht nachgewiesen. Die Tatsache, daß auch bei Asteriden kein Abfluß über die Madreporenplatte beobachtet wurde, ist durchaus nicht verwunderlich, wenn man annimmt, daß das mögliche Filtrat ähnlich langsam wie beim Eichelglomerulus abfließt. Daß manche Autoren (GEMMILL 1919 ; LUDWIG¹⁾ ; TIEDEMANN²⁾) die Pulsationen von Axialorgan bzw. Dorsalsack gesehen haben wollen, andere (HAMANN 1885, 1887 ; KOHLER 1883) das abstreiten, könnte darauf beruhen, daß dieses Herz wie das Perikardialvesikel der Enteropneusten durch Manipulationen versehentlich zum Stillstand gebracht wurde und erst nach längerer Zeit zu schlagen beginnt. Ob im Axialorgan filtriert

1), 2) zitiert nach HAMANN (1885, 1887)

wird, ließe sich wohl nur wie bei Enteropneusten durch Injektion filtrierbarer Substanzen in eine der zuführenden Lakunen nachweisen. Bei Asteriden wäre eine Filtration durchaus zu erwarten (das Axialorgan besitzt Podocyten(!), BARGMANN & HEHN 1968), bei den Echiniden wäre diese Funktion von den morphologischen Verhältnissen her zumindest im Zusammenhang mit Exkretionsvorgängen nicht so naheliegend.

6.2 Zu weiteren Homologien zwischen Echinodermen, Enteropneusten und Chordaten

6.2.1 Die Cölomverhältnisse

Die Echinodermen und Enteropneusten sind trimere Tiere, die Chordaten sind metamer. Es gibt keinen Nachweis, daß die metameren aus trimeren Tieren hervorgegangen sind(vergleiche Diskussion Archicölomatentheorie). Die von VAN DER HORST (1939) vermuteten Vorstufen von Metamerie bei Enteropneusten konnten von anderen Untersuchern nicht bestätigt werden.

Eine Homologisierung des Blutlakunensystems von Enteropneusten und Echinodermen erscheint diskussionswürdig, zumindest für den vorderen Teil der Tiere. Der Feinbau ihrer Lakunen stimmt weitgehend überein (BARGMANN & HEHN 1968 ; BOOLOOTIAN 1966 ; NØRREVANG 1965). Der Kreislauf der Chordaten (BARRINGTON 1965 ; ROMER 1966 ; WATERMAN 1971) weicht davon völlig ab, nicht einmal die Flußrichtung ist die gleiche.

6.2.2 Der Eicheldarm

Gleichzeitig mit dem Glomerulus und dem Perikardialvesikel entwickelt sich bei den Enteropneusten die als Eicheldarm bezeichnete Aussackung des Mundhöhlendaches. Bei den Echinodermen ist ein derartiges Organ nicht zu finden. Ist es also vielleicht ein "Chordatenmerkmal", was man schon oder noch bei den Enteropneusten findet (GUTMANN 1966, 1967, 1968 ; SIEWING 1967, 1968) ? Der Streit um die mögliche

Homologisierung des Eicheldarms mit der Chorda dorsalis dauert seit BATESON (1884) und SPENGEL (1893) bis heute. BATESON (1886) sieht den Eicheldarm als eine Vorstufe der Chorda an, die bei primitiven Hemichordaten ähnlichen, grabenden Tieren vom Vorderdarm gebildet wurde, bis hin zu den heutigen Enteropneusten erhalten blieb und erst bei den pelagischen Chordaten über die ganze Körperlänge ausgedehnt wurde. Stets stammt der Eicheldarm genau wie die Chorda von einem dorsalen Darmanteil und ist von Cölomepithel umgeben. "The notochord of the Enteropneusta is so partially developed. . ." "By extending the separation of the notochord the condition of Amphioxus is reached" (BATESON 1886).

GUTMANN (1967, 1969) homologisiert wegen der gleichen Faktoren (und der Lage ventral von einem Nervenstrang) den Eicheldarm mit der Chorda, hält ihn aber für ihr Rudiment. Er meint, bei den grabenden Formen wäre eine durchgehende Chorda nicht nur unnötig, sondern auch nachteilig gewesen und so im Verlauf der Phylogenie reduziert worden.

KOMAI (1951) glaubt, im Eicheldarm ein Homologon der Hypophyse der Wirbeltiere bzw. ihres Ausführungsganges zu erkennen. Dabei setzt er voraus, daß die Subneuraldrüse der niederen Chordaten der Hypophyse der Wirbeltiere entspricht, zum anderen - und das ist wesentlicher -, daß der Eicheldarm mindestens teilweise ektodermalen Ursprungs ist. Gerade diese letzte Annahme konnte bisher in keiner Weise bestätigt werden.

SILEN (1954) versucht die Homologisierung dieses Darmdivertikels mit der Sessel'schen Tasche der Vertebraten, während MOOKERJEE, GANGULI & GUPTA (1959) als Nervenstrang mit Neuralkanal interpretieren. Im Anschluß an SPENGEL (1893) lehnen VAN DER HORST (1939) und SILEN (1950) eine Homologisierung von Eicheldarm und Chorda entschieden ab, ohne allerdings die Bedeutung einer derartigen Struktur im vorderen Bereich der Eichel zu erklären.

KAESTNER (1963, S. 1131), der ebenfalls Eicheldarm und Chorda nicht in Beziehung bringen will, weist darauf hin, daß aus dem Entoderm des vorderen Darmteils stammendes chordoides Gewebe von AX (1957) auch bei mesopsammalen Turbellarien beschrieben wurde und nimmt an, "daß derartige Versteifungsorgane enge Beziehung zum Graben haben . . ."

Dieser Deutung kann man entgegenhalten, daß die Eichel im Vergleich zum Eicheldarm sehr groß ist und es wegen dieses Größenverhältnisses kaum denkbar erscheint, daß der Eicheldarm wie das chordoide Darmgewebe der Turbellarien als wirkungsvolle Stütze der im ganzen beim Graben eingesetzten Eichel aufzufassen ist.

Ganz gleich, ob die Autoren den Eicheldarm mit der Chorda homologisieren wollen oder nicht, so gestehen sie alle (mit Ausnahme von KOMAI 1951 und MOOKERJEE et al. 1959) ihm eine Stützfunktion zu. Darüberhinaus weist KAESTNER (1963) auf folgendes hin: "Der in den Zellen vorhandene Turgor versteift das Divertikel derart, daß es eine starre Unterlage für das Herz und ein vertikales Muskelseptum bietet." Und DAWYDOFF (1948) schreibt unter anderem darüber: "Ainsi, contre la face dorsale de la stomochorde se trouve appliqué la vésicule cardiopéricardique recouvrant le sinus sanguin central; le sommet soutient le système excréteur glomérulaire . . .". Letztere Vermutung dürfte durch vorliegende Untersuchung bestätigt worden sein.

Im Laufe der Phylogenese könnte sich ein durch große hyaline Zellen verstärkter Eicheldarm als wirkungsvoller Gegenspieler der Herzblase erwiesen haben, so daß das Blut mit höherem Druck in den Glomerulus gepreßt wurde. Erst eine stabile Struktur bot die Möglichkeit zu einer Druckfiltration im Glomerulus. Gleichzeitig stellte sie auch eine Unterlage für die Glomerulusgefäße dar.

Zu der Bewegung der Eichel kann der Eicheldarm nicht beitragen, denn abgesehen vom Perikardialvesikel setzen am Eicheldarm nur sehr schwache Muskelzellen an, die vielleicht

dazu dienen, den Organkomplex in einer für den Filtrationsprozeß günstigen Lage zu halten.

Die Homologisierung des Eicheldarms mit der Chorda erscheint wegen folgender Fakten wenig sinnvoll (WILKE 1973) :

1. Ontogenie : Der Eicheldarm entsteht erst spät in der Larvalentwicklung in zeitlichem Zusammenhang mit der Differenzierung des Glomerulus (RAO 1953). Die Chorda wird stets während der Embryonalentwicklung ausgebildet (HUUS et al. 1933-56), bei Branchiostoma zur Zeit der Bildung der Medullarplatte als dorsale Rinne des Darmdaches, deren Seiten miteinander verwachsen, bei Ascidien sondern sich Chordazellmassen vom Urmundbereich bereits während der Gastrulation ab (HUUS et al. 1933-56). Bei den Cyclostomii wird die Chorda aus Entodermzellen gebildet, die sich zum Zeitpunkt der Entwicklung der Mesodermplatten vom dorsalen Urdarmdach abschnüren (LÖNNBERG et al. 1924).
2. Lichtmikroskopische Histologie: Allen als chordaia bezeichneten Geweben ist lediglich gemeinsam, daß sie aus großen, schwach anfärbbaren Zellen bestehen; es gibt keine speziellen gemeinsamen Zellstrukturen (HUUS et al. 1933-56 ; LÖNNBERG et al. 1924; SPENGEL 1893 ; VAN DER HORST 1939).
3. Ultrastruktur : Der Eicheldarm besteht aus kompaktem, mehrschichtigem Vorderdarmepithel. Die Chorda stellt bei Branchiostoma modifizierte Muskelzellen (WELSCH 1968), bei Oikopleura einen Stab aus elastischem, extrazellulärem Material dar, der peripher von Epithelzellen umgeben ist (WELSCH & STORCH 1970). Bei Cyclostomen findet man organellreiche Chordoblasten, die die vakuolisierten Chordazellen außen umgeben (SCHWARZ 1961 ; WELSCH & STORCH 1970).
4. Hüllbildung : Dem Eicheldarm/epithel liegt außen eine Basalmembran an. Branchiostoma und Eudontomyzon besitzen eine Chordascheide aus Kollagen, die die Basalmembran umschließt (WELSCH & STORCH 1970).
5. Ansatz der Muskel an der Umhüllung : Am Eicheldarm setzen die Muskeln des Perikardialvesikels an. An der Chorda-

scheide inseriert die der Fortbewegung dienende Körpermuskulatur (HUUS et al. 1933-56 ; LÖNNBERG et al. 1924)

6. Lagebeziehung zu anderen Organen: Der Eicheldarm liegt stets im Zusammenhang mit dem Perikardialvesikel, der Zentrallakune und dem Glomerulus, nie mit dem dorsalen Kragmark. Die Chorda dagegen befindet sich immer ventral vom zentralen Nervensystem (HUUS et al. 1933-56 ; LÖNNBERG et al. 1924)."

6.2.3 Das Nervensystem

Bei den adulten Echinodermen und Enteropneusten findet man ein epitheliales Nervensystem, das histologisch und feinstrukturell bei beiden Tiergruppen große Ähnlichkeiten aufweist (BARGMANN & BEHRENS 1963, 1968 ; BARGMANN et al. 1963 ; BURDON-JONES 1945 ; DILLY 1969 ; DILLY et al. 1970 ; KNIGHT-JONES 1952 ; NØRREVANG 1975 ; SILEN 1950 ; SPENGLER 1893 ; WELSCH 1971). Im Laufe der Larvalentwicklung senken sich Epithelzellen zur Basis der Epidermis ab und wachsen zu Nervenzellen aus (BATESON 1884 ; BURDON-JONES 1945 ; HAMANN 1885, 1887 ; HYMAN 1955, 1959 ; MCBRIDE 1896 ; SPENGLER 1893).

Bei den Enteropneusten findet man drei Zentralnervenstränge : Im Kragen (Hydrocölbereich) einen dorsalen, im Rumpf (Somatocölbereich) einen dorsalen und einen ventralen. Weder funktionell noch morphologisch ist einer der Stränge als Zentralnervensystem ansprechbar. Man kann das Nervensystem eher als Nervenetz mit drei Konzentrationszonen verstehen. Die Verschaltung der Hauptstränge ist nicht bis ins letzte geklärt, erfolgt aber wohl über das Nervenetz, insbesondere über die sogenannten Nervenringe. Spinalnervenartige Ausbildungen gibt es nicht. Außer den drei Strängen treten in der Umgebung des Darms gehäuft Nervenzellen auf.

Die Angaben über die Ontogenie des Nervensystems der beiden Tiergruppen sind oft nicht genau, vor allem bestehen Widersprüche zwischen den Beschreibungen von verschiedenen Autoren. Während BATESON (1884) angibt, daß sich Nervenzellen

zuerst im Bereich des späteren Kragens ausdifferenzieren, zeigt SPENGEL (1893), daß bei der metamorphosierenden Tor-naria aus einem dorsalen und einem ventralen Strang vieler Epidermiszellen basal Nervenzellen hervorgehen, zwischen denen anfangs noch Wimperzellen liegen. ". . . das zukünftige Kragenmark ist von dem übrigen Stamm durch nichts unterschieden, es ist weiter nichts als der auf diesen Körperabschnitt entfallende Theil des dorsalen Nervenstrangs."

Aus einem späterem Metamorphosestadium kommt es zu einem Überwachsen des vorderen Teils des Nervenstranges in der Kragenregion, so daß im fertigen Tier das Kragenmark unter dem Kragencölom liegt. Wichtig ist zu bemerken, daß es sich bei der dem Kragenmarkslumen zugekehrten Zellschicht um ganz normale Epidermis handelt, deren Zellen Cilien besitzen oder Mucopolysaccharide sezernieren. Nur die unter ihnen liegenden Zellen sind Nervenzellen, genau also wie im dorsalen und ventralen Rumpfnervenstrang (BURDON-JONES 1945).

Das Nervensystem der Echinodermen besteht aus dem ektoneuralen, dem hyponeuralen und dem entoneuralen System (HAMANN 1885, 1887 ; HYMAN 1955). Während der Metamorphose kommt es zunächst im Bereich des Hydrocöls zur Differenzierung von Nervenzellen (aus den basalen Epidermiszellregionen), wobei das Ektoneuralsystem entsteht, danach bilden sich aus dem Ektoderm weitere Zellen zum ektoneuralen Nervennetz um. (In ähnlicher Weise entstehen wahrscheinlich das hypo- und entoneurale Nervensystem (HYMAN 1955).)

Aus dem Feinbau, der Anatomie des Nervensystems und der Tatsache, daß das Nervensystem ontogenetisch erst spät in der Larvalentwicklung auftritt, kann man durchaus Übereinstimmungen bei Echinodermen und Enteropneusten erkennen.

Daß das gesamte Nervensystem der Enteropneusten mit dem der Chordaten homologisierbar sei, wird nicht behauptet. Nur das Kragenmark steht diesbezüglich zur Diskussion (EYLESON 1884 ; RAO 1953), doch auch sein Feinbau ist nicht anders als der der übrigen Enteropneustennerven (DILLY 1968 ; DILLY et al.

1970 ; NØRREVANG 1965) und nicht mit dem der Wirbeltiere (ROMER 1966) vergleichbar. Auch die Ontogenie verläuft dermaßen anders und zu einem anderen Zeitpunkt (Enteropneusten, Echinodermen : im fortgeschrittenen Larvenstadium, Chordaten : während der Gastrulation), daß eine Homologisierung des Kragenmarks mit dem Neuralrohr mehr als fraglich erscheint.

6.2.4 Der Kiemendarm

Es bleibt noch die Übereinstimmung der Chordaten und Enteropneusten in Bezug auf das Vorhandensein eines Kiemendarms, der den Echinodermen fehlt. (JEFFERIES (1967) allerdings erwähnt fossile Echinodermenvorfahren, bei denen Hinweise auf Kiemendärme bestehen.) Bei den ursprünglichen Enteropneusten, vor allem den Harrimaniden, sind die Kiemenspalten einfache, hufeisenförmige Durchbrüche. Bei den Ptychoderiden findet man komplizierte Kiemenspalten, mit Primär- und Sekundärbögen, die denen von Branchiostoma stärker ähneln. Allerdings ist die Anordnung der in die Kiemenspalten hineinragenden Cölomteile und Blutgefäße bei Balanoglossus und Amphioxus völlig unterschiedlich, was von SPENGLER (1893) ausführlich diskutiert wird.

6.3 S c h l u ß f o l g e r u n g e n

Nach allem, was bisher gesagt wurde, ist es wahrscheinlich, daß die Echinodermen die engsten rezenten Verwandten der Branchiotrematen sind. Ob nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Branchiotremen und Chordaten bestehen, läßt sich mangels gesicherter Homologien nicht entscheiden. Lediglich die auffällige Tatsache, daß Durchbrüche vom Vorderdarm zur Körperwand auftreten, die der Atmung dienen, und daß die Kiemenspalten von Branchiotremen und niederen Chordaten eine oberflächliche Ähnlichkeit besitzen, könnte eventuell im Sinne einer

Verwandtschaft gedeutet werden.

Die Diskussion darüber, ob enteropneustenartige Tiere Vorfahren der Chordaten waren (heute von SIEWING (1967, 1968) vertretene These), oder ob man sie eher als rudimentäre Abkömmlinge von Branchiostomaformen zu verstehen hat (GUT-MANN 1967, 1969), kann eben zu keiner wissenschaftlich fundierten Aussage führen, weil man bei genauer Prüfung fast keine sicheren Übereinstimmungen zwischen Enteropneusten und Chordaten findet. Aber nur Strukturen, die wirklich als Homologien abgesichert werden können, ermöglichen es, diese Frage methodisch exakt angehen zu können.

Letzteres Problem hat bereits SPENGLER (1893) gesehen: "Dass sein Versuch¹⁾ mit großem Interesse und einem sehr günstigen Vorurtheil aufgenommen worden ist, erscheint um so begreiflicher, als ja die Herkunft der Wirbelthiere geradezu als eine brennende Frage der heutigen Zoologie bezeichnet werden kann. Man hat bekanntlich in Ermangelung einer bestimmten Methode, nach der man die Beantwortung dieser und ähnlicher Fragen zu unternehmen hat, bis in die jüngste Zeit fast im ganzen Thierreich umhergetastet, um so, gewissermassen, durch einen glücklichen Zufall, einmal irgendwo des vermissten Ahnen habhaft zu werden, und es sind am Ende nur wenige Thierformen - selbst Crustaceen und Arachniden nicht! - dem Schicksal entgangen, eine Zeitlang mehr oder minder ernst auf eine gewisse Vertebraten-Ähnlichkeit angesehen worden zu sein. Der Punkt, um den es sich dabei vorwiegend gedreht hat und an dem die meisten Versuche gescheitert sind, war die Chorda dorsalis, und da die Enteropneusten eine solche besitzen sollten, so schienen die Auspicien von vornherein ungewöhnlich günstig zu sein."

¹⁾ BATESON's Versuch (1884, 1886), die Organe von Enteropneusten und Chordaten zu homologisieren.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Es wurden folgende Fragestellungen bearbeitet :

Ist die Eichel ein exkretorisch tätiges Organsystem ?

Bestätigen die morphologischen Befunde diese Annahme ?

Welche Funktionen kommen den einzelnen Eichelorganen dabei zu ?

Welche Homologiebeziehungen bestehen zwischen den Organen der Eichel der Enteropneusten und Organen von Echinodermen und Chordaten ?

Dazu wurden folgende Untersuchungen an den beiden Enteropneustenarten *Balanoglossus clavigerus* DELLE CHIAIE und *Glossobalanus minutus* KOWALEWSKI durchgeführt :

- Beobachtungen zur Anpassung an osmotische Veränderungen
- Messungen zur Volumenregulation
- Beobachtung der Filtrationsvorgänge und der Phagocytoseaktivität der Cölomocyten
- Lichtmikroskopie der Eichelorgane
- Rasterelektronenmikroskopie des Glomerulus
- Transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen zur Feinstruktur der Eichelorgane und der Eichelcölomwände
- Ultrahistologische Tests zur Darstellung der Basalmembran und der Diaphragmen (La^{3+} -Inkubation) sowie zum Nachweis von Filtrationsvorgängen (Ferritin-, Peroxidase- und Goldsolinjektionen)

Dabei wurden folgende Ergebnisse erhalten ; *B.clavigerus* ist fähig, sich auch kurzfristig an veränderte osmotische Verhältnisse anzupassen, wogegen *G.minutus* osmotischen Schock nicht überlebt. Tiere mit und ohne Glomerulus unterscheiden sich darin nicht prinzipiell. Die Untersuchung der Volumenregulation bei *Balanoglossus* ergab, daß Tiere mit und ohne Glomerulus ihr Körpervolumen auf unterschiedliche Niveaus einregulieren. Die Flußrichtung des Blutes sowie die Filtration von ins Blut injiziertem Lissamingrün im Eichelglomerulus war zu beobachten, wobei festgestellt wurde, daß der Abstrom des Filtrats sehr langsam erfolgt.

Im lichtmikroskopischen Schnittpräparat wird der histologische Aufbau der Eichelcölomwand und der Eichelorgane folgendermaßen erkennbar: Das Eichelcölom ist zum größten Teil von Muskelzellen, Cölomcyten, verschiedenen Cölothelien und Basalmemoranschichten aufgefüllt. Zwischen diesen Geweben bleiben im caudalen Eichelbereich nur enge Cölomspalten frei. Die Basalmembranen der caudalen Eichelregion gehen in das ventral gelegene Eichelskelett über. Der Eicheldarm ist ein schwach anfärbares Organ, das aus einem mehrschichtigen Epithel besteht. Das Perikardialvesikel ist ein Cölomsäckchen, dessen Wände von epithelialen Muskelzellen gebildet werden und in dem sich einige freie Zellen befinden. Die Zentrallakune wird von der Basalmembran der dorsalen Eicheldarmwand und der ventralen Perikardialvesikelwand gebildet. Der Glomerulus ist ein mehrschichtiges Netz anastomosierender Kapillaren, die von einem lockeren Epithel bedeckt sind. Apikal sind Hüllzellen erkennbar. Der Verlauf der vom Glomerulus wegführenden Arterien läßt sich gut verfolgen.

Das rasterelektronenmikroskopische Bild der Hüllzellen des Glomerulus und der Glomerulusepithelzellen wird beschrieben. Die Glomerulusepithelzellen sind als Podocyten ausgebildet. Sie besitzen einen relativ kleinen Zelleib und sehr lange Ausläufer, die ein filzartiges Geflecht bilden.

Die Untersuchung der Eichelorgane im Transmissionselektronenmikroskop brachte folgende Ergebnisse:

Das Perikardialvesikel: Das Perikardialvesikel ist ein mit Cölomocyten und Cölomflüssigkeit angefülltes Säckchen, dessen Wände aus einer Basalmembran aufgebaut sind. Zum Lumen hin inserieren an der Basalmembran überall Muskelzellen. Die Muskelausläufer bilden stellenweise untereinander Desmosomen aus.

Der Eicheldarm: Die Eicheldarmwand besteht aus drei Zellschichten. Zum Lumen hin liegen polar gebaute, organellreiche, mikrovillitragende Zellen, darauf folgt die mittlere Zellzone aus kleineren, apolaren, ebenfalls organellreichen Zellen. Nach außen schließen sich die großen, organellarmen, "chordoiden" Zellen an. Im Eicheldarmlumen findet man Sekrete.

Blutlakunen und Glomerulus: Die Wände der Blutlakunen sind aus Basalmembranen aufgebaut. Die Hauptschicht der Basalmembran ist ein fibrilläres Netzwerk. In den Lakunen finden sich Blutzellen, amorphe Zellen mit einfachen, ovalen Kernen. Sie fallen vor allem durch ihren Reichtum an Vesikeln und ER auf. In die Lakunen injiziertes Ferritin und Peroxidase wurden von ihnen phagocytiert. Die Epithelzellen des Glomerulus sind zu cilientragenden Podocyten differenziert. Vom relativ kleinen, organellreichen Zelleib ziehen sehr lange, sich verzweigende Ausläufer zu verschiedenen Kapillarabschnitten und bilden dort Pedicellen aus. Zwischen den Pedicellen befinden sich Diaphragmen, deren desmosomenartige Unterstruktur erst nach La^{3+} -Inkubation sichtbar wurde. Mikrotubuli und Filamente reichen von der Kernregion bis in die Ausläufer und Pedicellen. Bei G.minuts erscheint der Kern durch Mikrotubuli und Filamente eingeschnürt. Der Zelleib ist reich an Vesikeln, ER, Phagosomen (Nachweis der sauren Phosphatase) und multilamellären Körpern. Mitochondrien vom Cristae-Typ treten nirgends gehäuft auf. Ein relativ kleiner Golgiapparat ist vorhanden. Injiziertes Gold findet man nach der Filtration in den Basalmembranen und in den Podocyten, nie in den Interzellularräumen jenseits der Diaphragmen.

Eichelcöllothelien und Cölomocyten: Die Eichel ist erfüllt von Basalmembranen, denen verschieden gebaute polare und apolare Cöllothelzellen aufliegen. Viele der Cöllothelzellen sind zu Muskelzellen differenziert. Nervenzellen werden gelegentlich gefunden. Freie amöboide Cölomocyten sind in großer Zahl vorhanden. Allen Cölomocyten und Cöllothelzellen ist ein großer Organellreichtum eigen. Phagosomen und Pino-/Exocytosevesikel treten regelmäßig auf. Von den polaren Cöllothelzellen werden basale Labyrinth ausgebildet.

Diskussion: Die Ergebnisse sowohl der Volumenregulationsversuche als auch der funktionell morphologischen Untersuchung sprechen dafür, daß die Eichel als Exkretionsorgan tätig ist.

Der Glomerulus mit seinen zu Podocyten differenzierten Epi-

thelien stellt eine typische Ultrafiltrationsstruktur dar. Die Filtration von Lissamingrün und Goldsol-PVP wurde nachgewiesen. Der für die Filtration notwendige hydrostatische Druck des Blutes wird durch das Zusammenwirken von Perikardialvesikel und Eichel Darm erzeugt. Die feinstrukturellen Befunde an den verschiedenen Abkömmlingen des Eichelcöllothels sprechen für die Fähigkeit dieser Zellen zur Reabsorption filtrierter Substanzen aus dem Primärharn. Es wird diskutiert, ob die Glomeruluspodocyten ebenfalls an der Reabsorption beteiligt sind.

Es wird diskutiert, inwieweit die Untersuchung der Organe Informationen erbrachte, die für die Betrachtung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Branchiotremen und anderen Deuterostomiern relevant sind. Eine besondere Bedeutung kommt dabei der Homologisierung des cöllothelialen Anteil der Eichel (Eichelcölomwand, Perikardialvesikel, Glomerulus) mit dem Axialkomplex der Echinodermen zu. Die Homologisierung von Eichel Darm und Chorda ist auf Grund der Befunde abzulehnen. Weitere Organsysteme von Enteropneusten, Echinodermen und Chordaten werden miteinander verglichen.

8. S Y S T E M A T I S C H E R Ü B E R B L I C K

Stamm : BRANCHIOTREMATA (= HEMICHORDATA, STOMOCHORDATA,
ENTEROPNEUSTA s.lat.)

1.Klasse : ENTEROPNEUSTA s.str. (= HELMINTHOMORPHA)

Harrimaniidae

Protoglossus

Dolichoglossus (= Saccoglossus)

Stereobalanus

Harrimania

. Spengeliidae

Spengelia

Glandiceps

Schizocardium

Ptychoderidae

Glossobalanus

Balanoglossus

Ptychodera

2.Klasse : PTEROBRANCHIA

3.Klasse : GRAPTOLITHIDA¹⁾ (nur fossil)

4.Klasse : PLANCTOSPHAERAE (Incertae sedis)

¹⁾ Nach KOZLOWSKI (1947) und seinen weiteren grundlegenden Arbeiten kann trotz der Einwände von HYMAN (1959) kein Zweifel mehr an einer Verwandtschaft zwischen Pterobranchiern und Graptholithen bestehen.

9. L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

- ACINNI, L., P.G.NATALI, L.VASALLO, K.S.HSU, C.DE MARTINO :
Immunoelectron Microscopic Evidence of Contractile Proteins
in the Cellular and Acellular Components of Mouse Kidney Glo-
meruli. *Cell. Tiss. Res.* 162, 297-312 (1975)
- ADAM, H. und G.CZIHAK : Arbeitsmethoden der makroskopischen und
mikroskopischen Anatomie. Ein Laboratoriumshandbuch für Bio-
logen, Mediziner und technische Hilfskräfte. Gustav Fischer
Verlag, Stuttgart (1964)
- AGASSIZ, A. : Embryology of the Starfish. in: L.AGASSIZ : Contri-
bution Nat. Hist. U.S. Vol 5 (1884)
- AGASSIZ, A. : Embryology of Echinoderms. *Mem. Amer. Acad. Arts
Sci.* 9 , 1-30 (1869)
- AMMON, R. und W.MÜLLER : Der Einfluß hoher Peristomgaben auf
den Kaninchenorganismus unter besonderer Berücksichtigung der
Speicherorgane. *Dtsch. med. Wschr.* 15 , 465-467 (1949)
- ANDREW, W. : Cells of the Blood and Coelomic Fluid of Tunicates
and Echinoderms. *Amer. Zool.* 2 , 185-197 (1962)
- ARAKAWA, M. and P.KIMMELSTIEL : Circumferential Mesangial In-
terposition. *Lab. Invest.* 21 , 276-284 (1969)
- AX, P. : Ein chordoides Stützorgan des Entoderms bei Turbellarien.
Z. Morph. Ök. 46 , 389-396 (1957)
- BACETTI, B. and F.ROSATI : The Fine Structure of the Polian
Vesicles of Holothurians. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr.
Anat.* 90 , 148-160 (1968)
- BARAJAS, L. and H.LATTA : A Three-Dimensional Study of the Jux-
taglomerular Apparatus in the Rat. *Lab. Invest.* 12 , 257-269
(1963)
- BARDELE, C.F. : Struktur, Biochemie und Funktion der Mikrotubu-
li. *Cytobiol.* 7 , 442-488 (1973)

- BARDELE, C.F. : Transport of Materials in the Suctorian Tentacle. Symp. Soc. Exp. Biol. 28, : Transport at the Cellular Level. Cambridge University Press (1974)
- BARGMANN, W. : Über Struktur und Speicherungsvermögen des Nierenglomerulus. Z. Zellforsch. 14 , 73-137 (1932)
- BARGMANN, W. und B.BEHRENS : Über den Feinbau des Nervensystems des Seesterns (*Asterias rubens*) II. Z. Zellforsch. 59 , 746-770 (1963)
- BARGMANN, W. und BEHRENS : Über die Thiedemann'schen Organe des Seesterns (*Asterias rubens*). Z. Zellforsch. 63 , 120-133 (1964)
- BARGMANN, W. und B.BEHRENS : Über die Pyrolusanhänge des Seesterns (*Asterias rubens*), insbesondere ihre Innervation. Z. Zellforsch. 84 , 563-584 (1968)
- BARGMANN, W., M.v.HARNACK und K.JACOB : Über den Feinbau des Nervensystems des Seesterns (*Asterias rubens* L.). I. Mitt. Z. Zellforsch. 56 , 573-594 (1963)
- BARGMANN, W. und G.v.HEHN : Über das Axialorgan ("mysterious gland") von *Asterias rubens* L. Z. Zellforsch. 88 , 262-277 (1968)
- BARGMANN, W. und G.v.HEHN : Über das Nephron der Elasmobranchier. Z. Zellforsch. 114 , 1-21 (1971)
- BARRINGTON, E.J.W. : Observations on Feeding and Digestion in *Glossobalanus minutus*. Quart. J. micr. Sci. 82 , 227-260 (1941)
- BARRINGTON, E.J.W. : The Biology of Hemichordata and Protochordata. Edinburgh, London: Oliver & Boyd (1965)
- BARRINGTON, E.J.W. and A.THORPE : Comparative Observations on Iodine Binding by *Saccoglossus horsti* BRAMBELL and GOODHART and by the Tunic of *Ciona intestinalis* L. Gen. Comp. Endocrinol. 3 , S.166 (1963)
- BATESON, W. : On the Development of *Balanoglossus*. John-Hopkins University Circulars (nov. 1883) Bd. 5 , 18-35 (1884)

BATESON, W. : The Later Stages in the Development of *Balanoglossus KOWALEWSKII* with the Suggestion on the Affinities of the Enteropneusta. *Quart. J. Micr. Sci.* 25 , 81-122 (1885)

BATESON, W. : Continued Account on the Later Stages in the Development of *Balanoglossus KOWALEWSKII* and the Morphology of the Enteropneusta. *Quart. J. Micr. Sci.* 26 , 511-534 (1886 a)

BATESON, W. : The Ancestry of the Chordates. *Quart. J. Micr. Sci.* 26 , 535-572 (1886 b)

BECKER, C.G. : Demonstration of Actomyosin in Mesangial Cells of the Renal Glomerulus. *Am. J. Path.* 66 , 97-110 (1972)

BEHNKE, O. and T. ZELANDER : Preservation of Intercellular Substances by the Cationic Dye Alcian Blue in Preparative Procedures for Electron Microscopy. *J. Ultrastructure Res.* 31 , 424-438 (1970)

BENCOSME, S.A. and P.A.F. MORRIN : Ultrastructural Pathology of the Glomerulus. in: *Ultrastructure of the Kidney*. ed. by A.J. DALTON and F. HAGUENAU, Academic Press, New York, London (1967)

BENNETT, H.S. : The Concepts of Membran Flow and Membrane Vesiculation for Active Transport and Ion Pumping. *J. biophys. biochem. Cytol.* 2 (Suppl.), 99-104 (1956)

BERNIK, M. : Contactile Activity of Human Glomeruli in Culture. *Nephron* 6 , 1-10 (1969)

BERRIDGE, M.J. and J.L. OSCHMAN : *Transporting Epithelia*. Academic Press, New York, London (1972)

BLOOM, W. and D.W. FANCETT : *A Textbook of Histology*. 9. Aufl. W.D. Saunders Comp. Philadelphia-London-Toronto (1968)

BOOLOOTIAN, R.A. (ed.) : *Physiology of Echinodermata*. Interscience Publishers , New York, London, Sydney (1966)

BOOLOOTIAN, R.A. and J.L. CAMPBELL : A Primitive Heart in the Echinoid *Strongylocentrotus purpuratus*. *Science N.Y.* 145 , 173-175 (1964)

- BOOLOOTIAN, R.A. and A.C. GIESE : Clotting of Echinoderm Coelomic Fluid. J. Exp. Zool. 140 , 207-229 (1959)
- BOURNE, S. : On a Tornaria found in British Seas. J. Mar. Biol. Assoc. 1 , 63-68 (1889)
- BRANDENBURG, J. : Die Reusenformen der Cyrtocyten. Eine Beschreibung von 5 weiteren Reusengeißelzellen und eine vergleichende Betrachtung. Zoolog. Beiträge N.F. 12 , 3. Heft 345-417 (1966)
- BRANDENBURG, J. : The Morphology of the Protonephridia. in: Ecretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. zu Mainz. Fortschr. Zool. 23 , 1-17 (1975)
- BRANDENBURG, J. und G. KÜMMEL : Die Feinstruktur der Solenocyten. J. Ultrastr. Res. 5 , 437-452 (1961)
- BUCHER, O. : Die Amitose der tierischen und menschlichen Zellen. In: Protoplasmatologia ; Handbuch der Protoplasmaforsch. (ed.: L. v. HEILBRUNN und F. WEBER), Springer Verlag Wien (1959)
- BUCHER, O. : Le problème de l'amitose. in.: Cell Growth and Cell Division. Symp. Soc. Cell Biol. 2 , 313-321 (1963) (ed.: R. J. C. HARRIS) Academic Press, New York, London
- BULGER, R. E. : The shape of Rat Kidney Tubular Cells. Am. J. Anat. 116 , 237-256 (1965)
- BULGER, R. E. : The Fine Structure of the Agglomerular Nephron of the Toadfish, *Opsanus tau* . Am. J. Anat. 117 , 171-192 (1965)
- BULGER, R. E. and B. F. TRUMP : A Mechanism for Rapid Transport of Colloidal Particles by Flounder Renal Epithelium. J. Morph. 127 , 205-223 (1969)
- BULLOCK, T. H. : The Anatomical Organisation of the Nervous System of Enteropneusta. Quart. J. Micr. Sci. 86 , 55-111 (1945)
- BURDON-JONES, C. : Enteropneusta. Nachtrag zu Handbuch der Zoologie, gegründet von KÜENTHAL, W. und KRUMBACH, T. (1932) 3. Bd. 2. Hälfte (9)

- BURDON-JONES, C. : The Feeding Mechanism of *Balanoglossus gigas*. *Zoologica* 24 , 255-280 (1962)
- BUSS, H. : Die morphologische Differenzierung des visceralen Blattes der Bowman'schen Kapsel. *Z. Zellforsch* 111 , 346-363 (1970)
- CARY, L.R. : Groth of Some Tissues of *Ptychodera bahamensis* in vitro. Pap. Tortugas Lab. Carnegie Inst. Washington 28 , 195-213 (1933)
- CHIEN, P.K., P.T. JOHNSON, N.D. HOLLAND and F.A. CHAPMAN : The Coelomic Elements of the Sea Urchins (*Strongylocentrotus*) IV. Ultrastructure of the Coelomocytes. *Protoplasma* 71 , 419-442 (1970)
- COOK, G.M.W. and R.W. STODDART : Surface Carbohydrates of the Eukaryotic Cell. Academic Press, New York, London (1973)
- CRAYEN, M. and W. THOENES : Architektur und cytologische Charakterisierung des distalen Tubulus der Rattenniere. in: Excretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. zu Mainz Fortschr. Zool. 23 , 279-288 (1975)
- CUËNOT, L. : Études morphologiques sur les Echinodermes. *Achs. Biol. Paris* 11 , 313-680 (1891)
- DALTON, A.J. : A Chroma-Osmium Fixative for Electron Microscopy. *Anat. Record* 121 , 281 (1955)
- DALTON, A.J. : Golgi Apparatus and Secretion Granules. in: The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology. Vol. II : Cells and Their Component Parts. (ed. : BRACHET u. MIRSKY). Academic Press, New York, London (1961)
- DALTON, A.J. and F. HAGUENAU (ed.) : Ultrastructure of the Kidney. Academic Press, New York, London (1967)
- DAVIS, B.M. : The Early Life of *Dolichoglossus pusillus* RITTER. Univ. California Publ. Zool. 4 (1908) (zit. n. HYMAN 1955)
- DAWYDOFF, C. : Über die Regeneration der Eichel bei den Entropneusten. *Zool. Anz.* 25 , 576-581 (1902)

- DAWYDOFF, C. : Sur le developement du nephridium de la trompe chez les Enteropneustes. Zool. Anz. 31 , 250-348 (1907)
- DAWYDOFF, C. : Sur la morphologie des formations cardioperidiques des Enteropneustes. Zool. Anz. 31 , 352-361 (1907)
- DAWYDOFF, C. : Beobachtungen über den Regenerationsprozeß bei den Enteropneusten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 23 , 237-305 (1909)
- DAWYDOFF, C. : Classe des Enteropneustes. in: Traité de Zoologie 3 , 66-532 (ed.: P.P. Grassé) Masson et C^{te} éditeurs, Paris (1948)
- DELAUNAY, H. : L'excrétion azotée des Invertébrés. Biol. Rev. 6 , 265-301 (1931)
- DELLE CHIAIE, S. : Descrizione e Notomia degli animali invertebrati della sicilia citeriore. I. stabilimento tipografico di C. BATEU, e Comp. Napoli (1841)
- DE MARTINO, C., and L. ZAMBONI : A Morphologic Study of the Mesonephros of the Human Embryo. J. Ultrastr. Res. 16 , 399-427 (1966)
- DE MARTINO, C., L. ACINNI and G. PROCICCHIANI : Ultrastructural Study on Contractile Structures in Mammalian Nephron. Their Development in the Metanephros of Human Embryo. Z. Zellforsch. 140 , 101-124 (1973)
- DE MARTINO, C., R. PICARDI and G. PROCICCHIANI : Présence de structures contractiles dans différents segments du néphron chez les mammifères. J. Microscopie 8 , 45a (1969)
- DILLY, P. N. : The Nerve Fibres in the Basement Membran and Related Structures in Saccoglossus horstii (Enteropneusta). Z. Zellforsch. 97 , 69-83 (1969)
- DILLY, P. N., U. WELSCH and V. STORCH : The structure of the Nerve Fibre Layer and Neurocord in the Enteropneusts. Z. Zellforsch. 103 , 129-148 (1970)
- DINGEMANS, K. P. : The Relation between Cilia and Mitosis in the mouse Adenohypophysis. J. Cell Biol. 43 , 361-367 (1969)

- EICHELBURG, D. und A. WESSING : Elektronenoptische Untersuchungen an den Nierentubuli (Malpighische Gefäße) von *Drosophila melanogaster*. II. Transzelluläre membrangebundene Stofftransportmechanismen. *Z. Zellforsch.* 121 , 127-152 (1971)
- EICHELBURG, D. and A. WESSING : Morphology of the Malpighian Tubules of Insects. in: *Excretion*. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. und d. Lit. zu Mainz. *Fortschr. Zool.* 23 , 124-147
- ENDEAN, R. : The Coelomocytes and Coelomic Fluids. in: *Physiology of Echinodermata* (ed.: R. A. BOOLOOTIAN), S. 487-502, Interscience Publishers, New York, London, Sydney (1966)
- ELIAS, H. : De structure glomeruli renalis. *Anat. Anz.* 104 , 26-36 (1957)
- FARQUHAR, M. G. and G. E. PALADE : Segregation of Ferritin in Glomerular Protein Absorption Droplets. *J. biophys. biochem. Cytol.* 7 297-304 (1960)
- FARQUHAR, M. G. and G. E. PALADE : I. Ferritin Transfer across the Normal Glomerular Capillary Wall. *J. Expl. Med.* 113 , 47-66 (1961)
- FARQUHAR, M. G. and G. E. PALADE : Functional Evidence for the Existence of a Third Type of Cell in Renal Glomerulus. *J. Cell Biol.* 13 , 55-87 (1962)
- FAWCETT, D. W. and K. R. PORTER : A Study of the Fine Structure of Ciliated Epithelia. *J. Morph.* 94 , 221-282 (1954)
- FELDHERR, C. M. and J. M. MARSHALL : The Use of Colloidal Gold for Studies of Intracellular Exchanges in the Ameba *Chaos chaos*. *J. Cell Biol.* 12 , 640-645 (1962)
- FERGUSON, J. C. : Nutrient Transport of the Coelomic Fluid. I. Properties of the Coelomic Fluid. II. Uptake of Nutrients by isolated Organs. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 126 , 33-53 , 391-406 (1964)
- FERGUSON, J. C. : An Autoradiographic Study of the Translokation and Utilization of Amino Acids by Starfish. *Biol. Bull.* 133 , 14-25 (1970)

- FORSTER, R.P. : An Examination of Some Factors which alter Glomerular Activity in the Rabbit Kidney. *Am. J. Physiol.* 150 , 523-533 (1947)
- FORSTER, R.P. : Structure and Function of Agglomerular Kidneys. in: *Excretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. zu Mainz. Fortschr. Zool.* 23 , 232-247 (1975)
- FRANKE, W.W. : Attachment of Muscle Filaments to the Outer Membrane of the Nuclear Envelope. *Z. Zellforsch.* 111 , 143-148 (1970)
- FRANKE, W.W., J. KARTENBECK, S. KRIEN, J. W. VANDERWOUD, U. SCHEER and D. J. MORRÉ : Strukturelemente in und zwischen den Golgi-apparat Zisternen. Ein untermembranöses System von Querverbindungen. *Z. Zellforsch.* 132 , 365-380 (1972)
- FRÖMTER, E. : Ion Transport across Renal Proximal Tubule: Analysis of Luminal, Contraluminal and Paracellular Transport Steps. in: *Excretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. zu Mainz. Fortschr. Zool.* 23 , 248-260 (1975)
- GALL, E.A., W.A. ALTEMEIER, L. SCHIFF, D.L. HAMILTON, H. BRAUNSTEIN, J. GIUSEFFI and D.G. FREIMAN : Liver Lesions following Intravenous Administration of Polyvinylpyrrolidone (PVP). *Amer. J. clin. Path.* 23 , 1187-1191 (1953)
- GEMMILL, J. : Development of the Starfish *Solaster endeca*. *Trans. Zool. Soc. London* 20 , 1-71 (1912)
- GEMMILL, J. : The Development and Certain Points in the Adult Structure of *Asterias rubens*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* 205 B , 213-294 (1914)
- GEMMILL, J. : Development of *Asterias glacialis*, *Cribella oculata*, *Solaster endeca*, *Stichaster roseus*. *Proc. Zool. Soc. London* (1920)
- GOODRICH, E.S. : Studies of Nephridia and Genital Ducts since 1895. *Quart. J. Micr. Sci.* 86 , 113-392 (1947)
- GRIMSTONE, A.V. : Cytoplasmic Membranes and the Nuclear Membrane in the Flagellate *Trichonympha*. *J. biophys. biochem. Cytol.* 6 , 369-378 (1959)

- GRAHAM, R.C. and M.J.KARNOWSKY : Glomerular Permeability. Ultra-structural cytochemical Studies using Peroxidases as Protein Tracers. J.Exp.Med. 124 , 1123-1133 (1966)
- GRUBER, F. : Blutersatz. Springer Verlag, Heidelberg, New York (1968)
- GRUNDMANN, E. : Allgemeine Cytologie. Eine Einführung in die funktionelle Morphologie der Zelle. Thieme Verlag Stuttgart (1963)
- GUTMANN, W.F. : Coelomgliederung, Myomerie und die Frage der Vertebraten-Antezedenten. Z.Zool. Syst. u. Evolutionsforsch. 4 , 13-57 (1966)
- GUTMANN, W.F. : Die Entstehung des Cöloms und seine phylogenetische Abwandlung im Deuterostomier-Stamm. Zool.Anz. 179 , 109-131 (1967)
- GUTMANN, W.F. : Acranier und Hemichordaten, ein Seitenast der Chordaten. Zool. Anz. 182 , 1-26 (1969)
- GUTMANN, W.F. : Chordoide Zellen und die "Chorda intestinalis" in ihrer Bedeutung für die Frage der Chordaten-Evolution. Zool.Anz. 186 , 1-11 (1971)
- HAMANN, O. : Zur Histologie der Asteriden. Vorläufige Mitt. Nachrichten von der königl. Ges. d.Wiss. und der Georg-August Universität zu Göttingen 9 , 1-28 (1884)
- HAMANN, O. : Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2 Die Asteriden ; Heft 3 Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangiden (1885 u. 1887) Verlag Gustav Fischer Jena
- HAMANN, O. : Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Jenaer Z. Naturw. 21 , 1-166 (1887)
- HARMER, S.F. : Hemichordata. The Cambridge Natural History 7 (1910)
- HARTMANN, F.W. : Fate and Disposal of Plasma Substitutes. Ann. N.Y.Acad. Sci. 55 , 504-512 (1952)

- HASHIMOTO,K. : Demonstration of the Intercellular Spaces of the Human Eccrine Sweat Gland by Lanthanum. II. The Duct. *J.Ultrastr.Res.* 37 , 504-520 (1970)
- HATT,P.Y. : The Juxtaglomerular Apparatus. in: *Ultrastructure of the Kidney.* (ed.: DALTON,A.J. and F.HAGUENAU),S.101-141 Academic Press, New York,London (1967)
- HAUPT, J. : Die segmentalen Kopfdrüsen von *Scutigera* (Symphyla, Myriapoda). im Druck.
- HAYAT,M.A. : Basic Electron Microscopy Techniques. Van Nostrand Reinhold Comp., New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne (1972)
- HAYNES,J.F. : Epithelial-Muscle Cells. in: *Biology of Hydra.* (ed.: A.L.BURNETT) Academic Press, New York, London (1973)
- HAYNES,J.F., A.L.BURNETT and L.E.DAVIS : Histological and Ultrastructural Study of the Muscular and Nervous Systems in *Hydra*. I. The Muscular System and the Mesoglea. *J.Exp.Zool.* 167 283-294 (1968)
- HECHT,G. : Über den Mechanismus der Kollidonausscheidung der Niere. *Arch. Exptl.Pathol.Pharmakol.* 226 , 46-61 (1955)
- HECHT,G. und W.SCHOLTAN : Über die Ausscheidung von Polyvinylpyrrolidon durch die normale Niere. *Z.exp.Med.* 130 , 557-603 (1959)
- HECKNER,F. und F.GEHLMANN: Cytologische Beobachtungen zur Kollidonspeicherung. *Z.ges.exp. Med.* 127 , 213-228 (1956)
- HEHN,v.G. : Über den Feinbau des hyponeuralen Nervensystems des Seesterns (*Asterias rubens* L.). *Z.Zellforsch.* 105 , 137-154 (1970)
- HOLLAND,N. : The Fine Structure of the Axial Organ of the Feather Star *Nemaster rubiginosa* (Echinodermata, Crinoidea) *Tissue & Cell* 2 , 625-636 (1970)
- HORNYCH,H.,M.BEAUFILS and G.RICHET : The effect of Exogenous Angiotensin on Superficial and Deep Glomeruli in the Rat Kidney *Kidney International* 2 , 336-343 (1972)

HORST,C.J. van der : Hemichordata. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig (1939)

HORST,C.J. van der : 2. Ordnung der Branchiotremata: Enteropneusta:Eichelwürmer. in: W.KÜKENTHAL und T.KRUMBACH, Handb. der Zoologie Bd. III, 2,(9), 1-56 (1932)

HORST,C.J. van der : Metamerism in Enteropneusta. Quart.J.Micr.Sci. 73 , (1930) 313-401

HUHN,D., J.W.STEINER und H.Z.MOVAT : Die Feinstruktur des mesangiums und Nierenglomerulus von Hund und Maus. Z.Zellforsch. 56 , 213-230 (1962)

HUUS,J., I.E.IHLE, H.LOHMANN und G.NEUMANN : Tunicata. in: Hndb. der Zoologie. Eine Naturgeschichte des Tierreichs. (ed.: W.KÜKENTHAL und T.KRUMBACH) de Gruyter, Berlin (1933-1956)

HYMAN,L.H. : The Invertebrates. V Smaller Coelomate Groups. Mc-Graw-Hill Books Comp. Inc.: New York, London, Toronto (1959)

HYMAN,L.H. : The Invertebrates. IV Echinodermata. Mc Graw-Hill Books Comp., New York, London, Toronto (1955)

JACOBSON,F.W. and N.MILLOTT: Phenolases and Melanogenesis in the Coelomic Fluid of the Echinoid *Diadema antillarum*. Philippi. Proc.R.Soc. B 141 , 231-247 (1953)

JEFFERIES,R.P.S. : Some Fossil Chordates with Echinoderm Affinities. in: Echinoderm Biology. (ed.: N.MILLOTT) Symp.zool.Soc.London 20 , 163-208 (1967)

JOHNSON,P.T. : The Coelomic Elements of Sea Urchins (*Strongylocentrotus*) II. Cytochemistry of the Coelomocytes. Histochemie 17 , 213-231 (1969)

JOHNSON,P.T., P.K.CHIEN, and F.A.CHAPMAN : The Coelomic Elements of Sea Urchins (*Strongylocentrotus*). V Ultrastructure of Leucocytes exposed to Bacteria. J.Invert.Path. 16 , 466-469 (1970)

JORGE, F.B. de, J.A.PETERSEN, and P.SAWAYA : Biochemical Studies of the Enteropneust *Balanoglossus gigas*. *Comp. Biochem. Physiol.* 22 (2) , 467-475 (1967)

JORGE, F.B. de, P.SAWAYA, J.A.PETERSEN, and A.S.F.DITADI : Iodine: Accumulation by *Balanoglossus gigas*. *Science* 150 , 1182-1183 (1965)

JØRGENSEN, F. : Electron Microscopic Studies of Normal Glomerular Basement Membrane. *Lab. Invest.* 17 , 416-424 (1967)

KAWAMOTO, N. : The Anatomy of *Caudina chilensis* (J.Müller) with Especial Reference to the Perivisceral Cavity, the Blood and Water Vascular Systems in their Relation to the Blood Circulation. *Sci.Rep.Tohoku Univ. Ser. 4 Biol* 2 , 239-264 (1927)

KEFALIDES, N.A. : Comparative Biochemistry of Mammalian Basement Membranes. in: *Chemistry and Molecular Biology of the Intercellular Matrix* 1 , 535-573 (1970)

KEFALIDES, N.A. : Biochemical Studies of the Glomerular Basement Membrane in the Normal Dog. in: *Advances of Nephrology* 2 (ed.: J.HAMBURGER, J.CROSMER, and M.H.MAXWELL) Year Book Medical Publishers Inc., Chicago (1972)

KELLEY, V.E. and R.S.COTRAN : Mesangial and Subepithelial Localization of Ferritine Immune Complexes in Mouse Glomerulus. *Lab. Invest.* 27 , 144-150 (1972)

KESSEL, R.G. : Origin of the Golgi Apparatus in Embryonic Cells of the Grasshopper. *J. Ultrastr. Res.* 34 , 260-275 (1971)

KEYNES, R.D. : A Discussion on Active Transport of Salts and Water in Living Tissues. *F.R.S. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biol. Sciences* Vol.262, N 842, 260S., The Royal Society of London (1971)

KINDRED, J.E. : The Cellular Elements in the Perivisceral Fluid of Echinoderms. *Biol. Bull.Mar.Lab.woods Hole* 46 , 228-251 (1924)

KINTER, W.B. : Structure and Function of Renal Tubules Isolated from Fish Kidneys. in: *Excretion. 3.Internat. Symp. d.Akad. d.Wiss.u.d.Lit. zu Mainz.Fortschr.Zool.* 23 , 223-231 (1975)

- KNIGHT-JONES, E.W.: On the Nervous System of *Saccoglossus cambrensis* (Enteropneusta). Phil. Trans. Roy. Soc. London 236 , 315-353 (1952)
- KNIGHT-JONES, E.W. : Feeding in *Saccoglossus* (Enteropneusta) Proc. zool. Soc. London 123 , part III , 637-654 (1952)
- KOMAI, T. : The homology of the notochord in Pterobranchs and Enteropneusts. Amer. Natural. 85 , 270-271 (1951)
- KOWALEWSKI, A.: Anatomie des *Balanoglossus DELLE CHIAIE*. Ann. Mag. Nat. Hist. 20 , 230-235 (1866)
- KOWALEWSKI, A. : Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane Biol. Centralbl. 9 , 65-76 (1889)
- KOZLOWSKI, R. : Les affinités des graptolithes. Biol. Rev. Cambridge Phil. 22 (1948) (zit. n. HYMAN 1959)
- KRISHNAN, S. and S. KRISHNASWAMY : Studies on the Transport of Sugars in the Holothurian *Holothuria scabra*. Mar. Biol. 5 , 303-306 (1970)
- KÜHN, K., E. REALE and G. WERMBTER : Glomeruli of the Human and the Rat Kidney. Studied by Freeze-Fracturing. Cell Tiss. Res. 160 , 177-191 (1975)
- KÜMMEL, G. : Das Terminalorgan der Protonephridien, Feinstruktur und Deutung der Funktion. Z. Naturforsch. 13b , 677-679 (1958)
- KÜMMEL, G. : Zwei neue Formen von Cyrtocyten. Vergleich der bisher bekannten Cyrtocyten und Erörterung des Begriffes "Zelltyp". Z. Zellforsch. 57 , 172-201 (1962)
- KÜMMEL, G. : Druckfiltration als ein Mechanismus der Stoffausscheidung bei Wirbellosen. in: 2. wissenschaftl. Konferenz der Ges. Deutscher Naturforscher u. Ärzte. Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle: Sekretion und Exkretion. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1965)

- KÜMMEL, G. : Filtration Structures in Excretory Systems. A Comparison. in: Comparative Physiology. (ed.: L.BOLLS, K.SCHMIDT NIELSEN, S.H.P.MADDRELL) North Holland Publishing Co., Amsterdam (1973)
- KÜMMEL, G. : The Physiology of Protonephridia. in: Excretion. 3.Internat.Symposium d.Akad.d.Wiss.u.d.Literatur zu Mainz Fortschr.Zool. 23 , 18-32 (1975)
- KÜMMEL, G. und J.BRANDENBURG : Die Reusengeißelzellen (Cyrtocyten). Z.Naturforsch. 16b , 692-697 (1961)
- KURTZ, S.M., and J.D.FELDMAN : Experimental Studies on the Formation of the Glomerular Basement Membrane. J.Ultrastruct.Res. 6 , 19-27 (1962)
- LARSSON, L. : Ultrastructure and Permeability of Interceellular Contacts of Developing Proximal Tubule in the Kidney. J.Ultrastruct.Res. 52 , 100-113 (1975)
- LATTA, H. : The Glomerular Capillary Wall. J.Ultrastruct.Res. 32 , 526-544 (1970)
- LATTA, H. : Ultrastructure of the Glomerulus and Juxtaglomerular Apparatus. in: Handbook of Physiology 8 : Renal Physiology. (ed.: J.ORLOFF, R.W.BERLINER, S.R.GEIGER) S.1-30, Am.Physiol. Soc., Washington, Waverly Press Inc. Baltimore Md (1973)
- LATTA, H. and A.B.MAUNSBACH : Relations of the Centriolobular Region of the Glomerulus to the Juxtaglomerular Apparatus. J.Ultrastruct.Res. 6 , 562-578 (1962)
- LATTA, H., A.B.MAUNSBACH, and S.C.MADDEN : The Centriolobular Region of the Glomerulus studied by Electron Microscopy. J.Ultrastruct.Res. 4 , 455-472 (1960)
- LATTA, H. : The Plasma Membrane of the Glomerular Epithelium. J.Ultrastruct.Res. 6 , 407-412 (1962)
- LATTA, H., A.B.MAUNSBACH, and L.OSVALDO : The Fine Structure of Renal Tubules in Cortex and Medulla. in: Ultrastructure of the Kidney (ed.: A.J.DALTON and F.HAGUENAU) S.1-56 (1967)

LECLERC, M. : Étude ultrastructurale des réactions d'*Asterina gibbosa* (Échinoderme, Astéride) au niveau de l'organe axial après injection de protéines. Ann. Immunol. (Inst. Pasteur) 124 C, 363-374 (1973)

LECLERC, M. et R. DELAVAUULT : Morphologie et ultrastructure du complexe axial d'*Asterina gibbosa* (Échinodermes, Astérides) étudiées en Microscopie électronique. Ann. Sci. Naturelles, Zool., 12 Ser., Bd. 14, 193-202 (1972)

LEDER, L.D. und K. LENNERT : Über iatrogene Lymphknotenveränderungen. Verh. Dtsch. Ges. Path. 56, 310-320 (1972)

LEONHARDT, H. : Subependymale Basalmembranlabyrinth im Hinterhorn des Seitenventrikels des Kaninchengehirns. Zur Frage des Liquorabflusses. Z. Zellforsch. 105, 595-604 (1970)

LENTZ, T.L. : The Cell Biology of Hydra. North Holland Publishing Comp. Amsterdam (1966)

LIEBMAN, E. : The Leucocytes of *Arbacia punctata*. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole 98, 46-59 (1950)

LÖNNBERG, E., G. FAVARO, B. MOZEJKO und M. RAUTHER : Pisces. 1. Buch Einleitendes, Leptocardii und Cyclostomi. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs 6, 1. Abt. Leipzig, (1924)

MCBRIDE, E.W. : The Development of the Dorsal Organ, Genital Rachis and Genital Organs in *Asterina gibbosa*. Zool. Anz. 16, 169-173 (1893)

MCBRIDE, E.W. : Development of *Asterina gibbosa*. Quart. J. Micr. Sci. 38, 339-411 (1896)

MCBRIDE, E.W. : Development of *Echinus esculentus* together with Some Points in the Development of *Echinus miliaris* and *Echinus acutus*. Trans. Roy. Soc. London 195 B, 285-327 (1903)

MCKANNA, J.A. : Fine Structure of the Protonephridial System of Planaria. I. Flame cells. Z. Zellforsch. 92, 509-523 (1968)

MADDRELL, S.H.P. : The Mechanism of Insect Excretory Systems. Advanc. Insect Physiol. 8, 199-331 (1972)

- MADRELL, S.H.P. and GARDINER, B.O.C. : The Passive Permeability of Insect Malpighian Tubules to Organic Solutes. *J.Exp.Biol.* 60 , 641-652 (1974)
- MARTIN, A.: Physiology of the Excretory Organs of Cephalopods. in: Excretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. zu Mainz Fortschr. Zool. 23 , 112-123 (1975)
- MAUER, S.M., A.J.FISH, E.B.BLAU, and A.F.MICHAEL : The Glomerular Mesangium. I Kinetic Studies of Macromolecular Uptake in Normal and Nephrotic Rats. *J.clin.Invest.* 51 , 1092-1101 (1972)
- MAUNSBACH, A.B. : Ultrastructure of the Proximal Tubules. in: Handbook of Physiol. 8 : Renal Physiology (ed.: J.ORLOFF, R.W.BERLINER, and S.R.GEIGER) S.31-80, Am.Physiol.Soc.Washington, Waverly Press Inc. , Baltimore Md (1973)
- MICHELSEN, P. and J.CREEMERS : The Structure and Function of the Glomerular Mesangium. in: Ultrastructure of the Kidney. (ed.: A.J.DALTON and F.HAGUENAU) (1967), A.P., new York, London
- MENEFEE, M.G. and C.B.MUELLER : Some Morphological Considerations of Transport in the Glomerulus. in: Ultrastructure of the Kidney (ed.: A.J.DALTON and F.HAGUENAU), S. 73-100, A.P., new York, London (1967)
- MILLOTT, N. : A Possible Function for the Axial Organ of Echinoids. *Nature, London* 209 , 594-596 (1966)
- MILLOTT, N. : Echinoderm Biology. Symp. of the Zool. Soc. London 20 , Academic Press (1967)
- MILLOTT, N. and F.W.JACOBSON : The occurrence of Melanin in the Sea Urchin *Diadema antillarum* Philippi. *J.Invest. Derm.* 18 , 91-95 (1952)
- MILLOTT, N. and H.G.VEVERS : The Morphology and Histochemistry of the Echinoid Axial Organ. *Phil. Trans. B* 253 , 201-230 (1968)
- MOFFAT, D.B. : The Mammalian Kidney. in: Biological Structure and Function 5 , (ed.: R.J.HARRISON, R.M.H.MCMINN, and J.E.TREHERNE) Cambridge University Press, London, New York, Melbourne (1975)

- MOLLER, P.C. and R.A. ELLIS : Fine Structure of the Excretory System of Amphioxus (Branchiostoma floridae) and its Response to Osmotic Stress. Cell Tiss.Res. 148 , 1-9 (1974)
- MOOKERJEE, H.K., D.N. GANGULY, and G.D. GUPTA : On the Study of the Central Nervous System, Axial Skeleton, and Anterior Metamerism of the balanoglossid Ptychodera spec., and their Bearing on the Phylogenie of the Chordates. Anat.Anz. 102 , 151-165 (1955)
- MORGAN, T.H. : Growth and Development of Tornaria. J.Morph. 5 (1891) (zit. n. HYMAN 1959)
- MORGAN, T.H. : The Anatomy and Transformation of Tornaria. A Preliminary Note. John Hopkins University Circulars 10 , (1891)
- MOVAT, H.Z. : Electron Microscopy of Kidney Biopsies from Children and Adolescents. Proc. 11th Ann. Conf. Nephrol. Syndrome 228-243 (1960)
- NAKAO, T. : The Excretory Organ of Amphioxus (Branchiostoma) belcheri. J.Ultrastruc.Res. 12 , 1-12 (1965)
- NEWELL, G.E. : The Homology of the Stomochord of the Enteropneusta. Proc.Zool.Soc.London 121 , 741-746 (1951)
- NØRREVANG, A. : Choanocytes in the Skin of Harrimania kupfferi (Enteropneusta). Nature 204 , 398-399 (1964)
- NØRREVANG, A. : On the Mucus Secretion from the Proboscis in Harrimania kupfferi (Enteropneusta). Ann.N.Y.Acad.Sci. 118 , 1052-1069 (1965)
- NØRREVANG, A. : Fine Structure of the Nervous Layer, Basement Membrane, and Muscles of the Proboscis in harrimania kupfferi (Enteropneusta). Vidensk.Medd.fra Dansk. naturh. Foren. 128 , 22- 37 (1965)
- ORLOFF, J., R.W. BERLINER, and S.R. GEIGER : Renal Physiology. Handbook of Physiology 8 , American Physiological Society, Washington D.C., Waverly Press Inc., Baltimore Md. (1973)

- OSCHMANN, J.L. and M.J.BERRIDGE : The Structural Basis of Fluid Secretion. Federation Proceedings 30 , 49-56 (1971)
- PACKARD, A. : Asexual Reproduction in Balanoglossus (Stomochordata). Proc.Roy.Soc.B. 171 , 261-272 (1968)
- PALADE, G.E. : A Study of Fixation for Electron Microscopy. J.exp.Med. 95 , 285-297 (1952)
- PAPADIMITIOU, J.M. and M.N.WALTERS : Fluid Flow in the Liver Demonstrated with Horse Radish Peroxidase. Am.J.Anat. 123 , 475-488 (1968)
- PAPPAS, G.D. and V.M.TENNYSON : An Electron Microscopic Study of the Passage of Colloidal Particles from the Blood Vessel of the Ciliary Processes and Choroid Plexus of the Rabbit. J.Cell Biol. 15 , 227-239 (1962)
- PARRY, G. : Excretion. in: The Physiology of Crustacea. I Metabolism and Growth (ed.: WATERMAN), Academic Press, New York, London (1960)
- PEASE, D.C. : The Basement Membrane: Substratum of Histological Order and Complexity. IV. Internat.kongr. für Elektronenmikroskopie 1958 , Bd. II, (ed.: SARGMANN, PETERS und WOLTERS). Berlin, Göttingen, Heidelberg, Springer Verlag (1960)
- PEHLEMANN, F.W. : Die amitotische Zellteilung. Eine elektronenmikroskopische Untersuchung an Interrenalzellen von Rana temporaria. Z.Zellforsch. 84 , 516-548 (1968)
- PICKERING, A.D. : Ultrastructure of the Presumed Ion-Transporting Cells in the Gills of Ammocoete Lampreys, Lampetra fluviatilis L. and Lampetra planeri BLOCH . Cell Tiss.Res. 163 , 327-341 (1975)
- PONTIN, R.M. : A Comparative Account of the Protonephridia of Asplanchna (Rotifera) with Special Reference to the Flame Bulbs. Proc.Zool.Soc.London 142 , 511-525 (1964)
- PORTER, K.R. and M.A.BONNEVILLE : Einführung in die Feinstruktur von Zellen und Geweben. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York (1965)

- POTTS, W.T.W. : Excretion in Gastropoda. in: Excretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. zu Mainz. Fortschr. Zool. 23, 76-88 (1975)
- RAO, K.P. : Development of Glandiceps (Enteropneusta, Spengelidae). J. Morph. 93, 1-18 (1953)
- RAYNS, D.G., F.O. SIMPSON, and J.M. LEDINGHAM : Ultrastructures of Desmosomes in Mammalian Intercalated Disc; Appearances after Lanthanum Treatment. J. Cell Biol. 42, 322-326 (1969)
- REIMER, L. : Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. 2. Aufl., Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1967)
- REMANE, A. : Die Geschichte der Tiere. in: Die Evolution der Organismen (ed.: G. HEBERER) Verlag G. Fischer, Stuttgart, 2. Aufl. Bd. 1 (1959)
- RENNKE, H.G., R.S. CONTRAN, and M.A. VENKATACHALAM : Role of Molecular Charge in Glomerular Permeability. Tracer Studies with Cationized Ferritins. J. Cell Biol. 67, 638-646 (1975)
- RIEDEL, J.A. : Comparative Physiology of Renal Excretion. Oliver & Boyd, Edinburgh, (1971)
- RIEDEL, J.A. and M.A. COOK : Recent Studies of Excretion in Crustacea. in: Excretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. d. Lit. zu Mainz. Fortschr. Zool. 23, 48-75 (1975)
- ROBERTS, J.S. and SCHMIDT-NIELSEN, B. : Renal Ultrastructure and Excretion of Salt and water by Three Terrestrial Lizards. Am. J. Physiol. 211, 476-486 (1966)
- ROBERTSON, J.D. : The Inorganic Composition of the Body Fluids of Three Marine Invertebrates. J. exp. Biol. 16, 387-397 (1939)
- RODEWALD, R. and M.J. KARNOVSKY : Porous Substructure of the Glomerular Slit Diaphragm in the Rat and Mouse. J. Cell Biol. 60, 423-433 (1974)
- ROMEIS, B. : Mikroskopische Technik. 16. Aufl. R. Oldenbourg Verlag, München, Wien, (1968)

- ROMER, A.S. : Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl. Paul Parey Verlag, Hamburg, Berlin (1966)
- SCHIPP, R. and S.v. BOLETZKY : Morphology and Function of the Excretory Organs in Dibranchiate Cephalopods. in: Excretion. 3. Internat. Symp. d. Akad. d. Wiss. d. Lit. zu Mainz. Fortschr. Zool. 23 89-111 (1975)
- SLEWING, R. : Diskussionsbeiträge zur Phylogenie der Coelomaten. Zool. Anz. 179 , 132-176 (1967)
- SILLEN, L. : On the Nervous System of Glossobalanus marginatus. Acta Zoologica 31 , 149-175 (1950)
- SIMSON, J.V. and S.S. SPICER : Ferritin particles in Macrophages and in associated mast cells. J. Cell Biol. 52 , 536-541 (1972)
- SLEIGH, M.A. : The biology of Cilia and Flagella. Pergamon Press Oxford, Oxford, London, New York, Paris (1962)
- SMITH, J.E. : The Form and Function of the Nervous System. in: Physiology of Echinodermata. (ed.: R.A. BOOLOOTIAN) S. 503-512 Interscience Publishers, New York, London, Sydney (1966)
- SPENGLER, J.W. : Zur Anatomie des Balanoglossus. Vorläufige Mitteilungen. in: Mitth. aus der Zool. Stat. Neapel Bd. 5 , 494-508 (1884)
- SPENGLER, J.W. : Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Monographie 18 , Verlag R. Friedländer und Sohn, Berlin (1893)
- SPENGLER, J.W. : Studien über die Enteropneusten der Siboga-Expedition. Monographie 26 . in: Uitkomsten op zoologisch, botanisch, oceanographisch en geologisch gebied. E.J. Brill, Leiden (1907)
- SPIRO, R.C. : Biochemistry of Basement Membranes. in: Chemistry and Molecular Biology of the Intercellular Matrix. 1 , 511-534 Academic Press, New York, London (1970)
- SCHIMKEWITSCH, W.M. : Über die morphologische Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten. Anat. Anz. 5 , 29-32 (1890)

SCHIPP,R. and S.v.BOLETZKY : Morphology and Function of the Excretory Organs in Dibranchiate Cephalopods. in: Excretion. 3. Internat.Symposium d.Akad.d.Wiss.u.d.Literatur zu Mainz Fortschr.Zool. 23 , 89-111 (1975)

SCHIPP,R., S.v.BOLETZKY and G.DOELL : Ultrastructural and Cytochemical Investigations on the Renal Appendages and Their Concrements in Dibranchiate Cephalopods (Mollusca, Cephalopoda). Z. Morph.Tiere 81 , 279-304 (1975)

SCHLIEPER,C. und F.HERRMANN : Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen decapoder Crustaceen. Zool. Jb. 52 ,(2.Abt.) 624-630 (1930)

SCHOLTAN,W. : Über die Adsorptionsfähigkeit wasserlöslicher polymerer Verbindungen, insbesondere von Polyvinylpyrrolidon. Makromol.Chemie 11 , 131-230 (1953)

SCHOLTAN,W. : Beziehungen zwischen der Größe von Polyvinylpyrrolidon -Molekülen und ihrer Permeabilität durch die Glomerulummembran der Niere. Z.Ges.Exptl.Med. 130 , 556-576 (1959)

SCHUBERT,R. : Über die Ausscheidung an Periston gebundener Stoffe (Bilirubin, Indigocarmin) und einiges über die Ausscheidung von Periston selbst. Klin.Wschr. 26 , 143-156 (1948)

SCHUBERT,R. und G.SHEYBOLDT : Entfernung granulär gespeicherter Stoffe aus gewissen Zelltypen durch Kollidon verschiedenen Molekulargewichts. Ärtzl.Forsch. 6 , 1-14 (1952)

SCHUBERT,R.,D.KLAUS und U.LUTZ-DEFFINGER : Klinische Erfahrungen beim Vergleich der Clearance von Inulin, PAH und Polyvinylpyrrolidon bei Nierengesunden und Nierenkranken. Medizinische 14 , 639 (1959)

SCHUBERT,R.,G.SHEYBOLDT und H.WUNDT : Zellsanierung durch Kollidon. Versuche an Frosch und Meerschweinchen mit Diaminreinblau, Trypanblau und niedermolekularem Kollidon. Z.klin.Med. 147 , 513-536 (1951)

SCHWARZ,W. : Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Petromyzon. Z.Zellforsch. 55 , 597-609 (1961)

STEELE,R.,D.D.van SLYKE, and J.PLAZIN : The Fate of Intravenously Administered Polyvinylpyrrolidone. Ann.N.Y.Acad.Sci. 55 , 479-484 (1952)

- STERN, K. : Effect of Polyvinylpyrrolidone on Reticulo-Endothelial Storage. Proc.Soc.exp.Biol. 79 , 618-623 (1952)
- STIASNY, G. : Über Tornarien. Zool.Jahrb., Abt. Syst., Ökol. u. Geogr.d.Tiere 74 , 361-374 (1941)
- STRANGWAYS-DIXON, J. and D.S.SMITH : The Fine Structure of Gill "Podocytes" in *Panulirus argus* (Crustacea). Tissue&Cell 2/4 611-624 (1970)
- STRENGER, A. : *Sphaerechinus granularis*. Violetletter Seeigel. Anleitung zur makroskopischen und mikroskopischen Untersuchung. Grosses zoologisches Praktikum. Heft 18e , G.Fischer Verlag, Stuttgart, (1973)
- TALBOT, P., W.H.CLARK, J.R.LAWRENCE, and A.L.LAWRENCE : The Fine Structure of the Midgut Epithelium in the Developing Brown Shrimp, *Penaeus aztecus*. J.Morph. 138 , 467-486 (1972)
- TILNEY, L.G. and GIBBINS, J.R. : Microtubules and Filaments in the Filopodia of the Secondary Mesenchyme Cells of *Arbacia punctata* and *Echinarachnius parina*. J.Cell Sci. 5 , 195-210 (1969)
- THREADGOLD, L.T. : The Ultrastructure of the Animal Cell. Pergamon Press Oxford, Oxford, London, Edinburgh, New York, Toronto, Sydney, Paris, Braunschweig (1967)
- ULLRICH, K.J. : "Anatomie" eines Epithels. Analyse des Stofftransportes durch den proximalen Nierentubulus. Naturwiss. 60 , 290-297 (1973)
- VELICAN, D. und S.C.VELICAN : Structural Heterogeneity of Kidney Basement Membrane. Nature 226 , 1259-1261 (1970)
- VENKATACHALAM, M.A., R.S.CONTRAN and M.J.KARNOWSKY : Ultrastructural Study of Glomerular Permeability in Aminonucleoside Nephrosis Using Catalase as a Tracer Protein. J.exp.Med. 132 , 1168-1180 (1970)
- VENKATACHALAM, M.A., M.J.KARNOWSKY, H.D.FAHIMI, and R.S.CONTRAN : Ultrastructural Study of Glomerular Permeability Using Catalase and Peroxidase as Tracer Protein. J.exp.Med. 132 , 1153-1167 (1970)

VERCHOWSKAJA, I. : Experimentalstudien über das Axialorgan von Asteroidea. Z.Vergl.Phys. 14 (1931)

VERNIER, R.L. and F.G.J.SMITH : Fetal and Neonatal Kidney. in: Biology of gestation. (ed.: N.S.ASSALI) Bd. 2 , 225-260 Academic Press, New York, London (1968)

VETHAMANY, V.G. and M.FUNG : The Fine Structure of Coelomocytes of the Sea Urchin Strongylocentrotus dröbeachiensis (Müller, D.F.) Canad.J.Zool. 50 , 77-81 (1972)

WATERMAN, A.J. and coll. : Chordate Structure and Function. 587pp. Collier Macmillan International Editions, London, The macmillan Comp. NewYork (1971)

WEISER, H.B. : Inorganic Colloidal Chemistry. Vol. I . The Colloids Elements. J.Willey & Sons, Inc : New York, Chapman & Hall, Ltd : London (1933)

WELSCH, U. : Über den Feinbau der Chorda dorsalis von Branchiostoma lanceolatum. Z.Zellforsch. 87 , 69-81 (1968)

WELSCH, U. : Catecholamine und 5-Hydroxytryptamin im Nervensystem von Seesternen und Enteropneusten. Z.Zellforsch. 115 , 88-93 (1971)

WELSCH, U. und V.STORCH : Über den Aufbau der Chorda dorsalis niederer Wirbeltiere. Verh.dtsch.zool.Ges. 1969, Zool.Anz. Suppl. 33 , 601-606 (1970)

WELSCH, U. und V.STORCH : The Fine Structure of the Stomochord of the Enteropneusts Harrimania kupferi and Ptychodera flava. Z.Zellforsch. 107 , 234-239 (1970)

WESSING, A. and MICHELBERG, D. : Ultrastructural Aspects of Transport and Accumulation of Substances in the Malpighian Tubules. in: Excretion. 3. Internat.Symposium d.Akad.d.Wiss.u.d.Literatur zu Mainz vom 25.-27.4. 1971 (ed.: A.WESSING.Fortschr.Zool.23 , H.2/3 , 148-172 (1975)

- WILKE,U. : Die Feinstruktur des Glomerulus von *Glossobalanus minutus* KOWALESKY (Enteropneusta). *Cytobiol.* 5 , 439-447 (1972)
- WILKE,U. : Der Eichel Darm der Enteropneusten als Stützorgan für Glomerulus und Perikardialvesikel. *Verh. dtsch. Zool. Ges.* 66.Jahresversammlung (1973)
- Wilke,U. : Techniken der Ultrastrukturuntersuchung und raster-elektronenmikroskopischen Darstellung zur Aufklärung der Funk-aberranter Podocyten,ihrer Diaphragmen und Basalmembranen.i.Druc
- WILLEY,A. : Studies on Protochordata. *Quart.J.Micr. Sci.* 34 , 317-360 (1893)
- WILLEY,A. : Spengelia: a New Genus of Enteropneusta. *Quart. J. Micr.Sci.* 40 , 623-630 (1897-1898)
- WILLEY,A. : On *Ptychodera flava*. *Quart.J.Micr.Sci.* 40 , 165-183 (1898)
- WILLEY,A. : Remarks on Some Recent Work on the Protochordata, with a Condensed Account of Fresh Observations on the Enteropneusta. *Quart.J.Micr.Sci.* 42 , 223-244 (1899)
- WILLIS,A.G., J.D.TANGE, and K.GRAEW-IM : The Epithelial Cells of the Human Renal Glomerulus. *Am.J.Anat.* 114 , 551-559 (1964)
- WITTEKIND,D. : Pinocytose. *Naturwissenschaften* 50 , 270-277 (1963)
- YAMADA,E. : The Fine Structure of the Renal Glomerulus of the Mouse. *J.biophys.biochem.Cytol.* 1 , 551-566 (1955)
- YOUSON,J.H. and D.B.MCMILLAN : The Opisthonephric Kidney of the Sea Lamprey of the Great Lakes, *Petromyzon marinus* L.
I. The Renal Corpuscle. *Am.J.Anat.* 127 , 207-232 (1970)
- ZAMBONI,L. and C.DE MARTINO : A Re-Evaluation of the Mesangial Cells of the Renal Glomerulus. *Z.Zellforsch.* 86 , 364-383 (1968)

T E I L I I (A B B I L D U N G S T E I L)
=====

1. AUF DEN ABBILDUNGEN VERWENDETE
ABKÜRZUNGEN

arG = abführendes Eichelgefäß (Beginn der Kragen-Rumpf-Arterie)

A(alsl) = Ausläufer

Bk = Basalkörper

BM = Basalmembran

Bz = Blutzelle

C = Cilie

Cö = Cölomepithel

Cöc = freie Cölomocyten

CW = Cilienwurzel

D = Diaphragma

D₁ = innere Zellzone des Eicheldarms

D₂ = mittlere Zellzone des Eicheldarms

D₃ = äußere Zellzone des Eicheldarms

Des = Desmosom

Dv = Dorsalvene

eA = Eichelarterie

Ed = Eicheldarm

ER = Endoplasmatisches Reticulum

ESK = Eichelskelett

EV = Eichelvene

F = Filamente

fD = Filamentärer Dorn

Fe = Ferritin

G = Golgiapparat

Gl = Glomerulus

L = Hüllzellen

K = Kern

kM = Kragenmark

Kr = Kristalle

L = Leisten, auf denen Mikrovilli stehen

M = Mitochondrien

Mi = Mikrovilli

MK = Multilamellärer Körper

Mv = Multivesikulärer Körper

Mz = Muskelzelle

Ns = Neurosekretgranulum

P = Podocyte

Pd = Pedicelle

Pe = Peroxidasegranula

Phag = Phagosom

Pi = Pigmentvesikel

Pv = Pericardialvesikel

SC = surface-coat

T = Mikrotubuli

V = Vesikel

VA = Ventralarterie

ZL = Zentrallakune

2. D E R E I C H E L G L O M E R U L U S

Legenden zu den Abbildungen :

- Abb. 1 Übersicht über die Eichelorgane von *Glossobalanus minutus* (Schema). Blutlakunen und Glomeruluskapillaren ohne Epithel dargestellt. Pfeile geben Flußrichtung des Blutes an. Cölothelien nicht eingezeichnet.
- Abb. 2 a) Schema des apikalen Glomeruluslappens von *Balanoglossus clavigerus*. Das kuppelförmige Organ ist hier flächig ausgebreitet dargestellt. Hauptlakunen, senkrechte Lakunenäste und Anastomosen sind erkennbar. Epithel weggelassen. Einfache Pfeile : Abzweigungen der Kapillaren zu den lateralen Glomeruluslappen. Doppelpfeile : Abzweigungen der Kapillaren zu den Eichelarterien.
- Abb. 2 b) und c) Kapillarnetze des Menschen zum Vergleich. (aus: W.BARGMANN : Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. G.Thieme, 5.Aufl., Stuttgart 1964) Zwischen Nierenglomerulus und Eichelglomerulus bestehen geringere Ähnlichkeiten in der Kapillaranordnung als zwischen Eichelglomerulus und Jejunumkapillaren.
- Abb. 3 Axialkomplexe von
- a) Echiniden (aus STRENGER 1973)
 - b) Asteriden (aus HAMANN 1885)
- Im Falle einer Homologie würden sich entsprechen :
- a) Axialorg. = Clomerulus
 - Blutlak. = Glomeruluskapillaren
 - Hauptlak. = Zentrallakune
 - Lum. = Lumen des Perikardialvesikels

mem.Wa. = parietale Wand des Perikardialvesikels

b) N. = Glomerulus

Schl.K. = Eichelcölom

- Abb. 4 Rekonstruktion der Histologie und der Feinstruktur der Eichelglomeruluskapillaren nach rasterelektro-nmikroskopischen und transmissionselektronenmikros-kopischen Aufnahmen. Die Pedicellen der Ausläufer der Podocyten bedecken die Basalmembranen der Glo-meruluskapillaren.
- Abb. 5 Frontalschnitt durch die Eichel von *Balanoglossus clavigerus*. Apikal des Eichelarms ist die Spitze des Perikardialvesikels sichtbar, darüber liegt ein Anschnitt des apikalen Glomeruluslappens ; rechts vom Eichelarm ist ein Teil des lateralen Glomeru-lappens zu erkennen. Das Eichelcölom ist dicht mit Muskelzellen und Cölothelien angefüllt.
- Abb. 6 Querschnitt durch die apikale Region der Eichel-organe.
- Abb. 7 Querschnitt durch einen lateralen Glomeruluslappen. Die Hauptkapillaren des Glomerulus sind querge-schnitten; senkrechte Kapillaräste, Anastomosen und Hüllzellen sind sichtbar. Links sind die Muskelzel-len der ventralen und lateralen Wand des Perikardial-vesikels und die Transversalmuskeln im Lumen sicht-bar. Rechts erkennt man den Eichelarm.
- Abb. 8 Querschnitt durch den lateralen Glomeruluslappen. Basale Kapillarverzweigungen und quergetroffene obere Kapillarlängsäste sind erkennbar.

- Abb. 9 Aufsicht auf den Glomerulus. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Im unteren Bildteil sind Hüllzellen, seitlich, wo die Hüllzellen abgerissen sind, Podocytenleiber und oben Ausläufer (nur schlecht) erkennbar. Der Glomerulus ist umgeben von Muskelzellen der Eichelhöhle.
- Abb. 10 Hüllzellzone des Glomerulus. In der dicht geschlossenen Zellschicht (stark geschrumpft) sind nur wenige Spalten zu sehen (Pfeil). REM Aufnahme.
- Abb. 11 Podocytenleiber und Ausläufer der peripheren Zone des Glomerulus. REM Aufnahme.
- Abb. 12 Zone der Podocytenleiber. Die Zellkörper bilden eine lockere Schicht. REM Aufnahme.
- Abb. 13 Podocytenleiber. Der kleine Zelleib und die abgehenden Ausläufer sind sichtbar. REM Aufnahme.
- Abb. 14 Netzwerk der Ausläufer zwischen den Kapillaren. Die Zelleiber sind abgerissen. REM Aufnahme.
- Abb. 15 Ausläufergeflecht der Glomeruluspodocyten über den Kapillaren. Einzelne, sich verzweigende Ausläufer sind erkennbar. REM Aufnahme.
- Abb. 16 Ausläufergeflecht über den Kapillaren . Die Endverzweigungen der Ausläufer auf den Kapillaren sind zu sehen; in der Mitte des unteren Bildausschnittes sind Verzahnungen der Pedicellen erkennbar (Pfeil). REM Aufnahme.
- Abb. 17 Längere Ausläufer überbrücken die Zwischenräume bei größeren Kapillarabständen (z.B. zwischen zwei Glomeruluslappen). REM Aufnahme.

Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen :

Abb. 18 a) Periphere Region des Glomerulus von Balanoglossus. Den Podocyten liegt eine Hüllzellschicht auf. Außen ist der Glomerulus von freien Cölomocyten umgeben (oben links), deren Ausläufer oft zwischen die Hüllzellen reichen.

Abb. 18 b) Anschnitt eines lateralen Glomerulusteils von Glosobalanus. Rechts schließen sich Cölomepithelzellen des Eichelhalses an.

Abb. 19 a,b) Podocyten aus dem Eichelglomerulus.

a) Zahlreiche Organellen befinden sich in den Zelleibern: Mitochondrien mit einfachen Cristae, stellenweise gehäuft auftretend; ER; Bündel von Mikrotubuli und Filamenten, die den Zelleib durchziehen und anscheinend am Kern inserieren; multilamelläre Körper; dunkle vesikuläre Einschlüsse; multivesikuläre Körper; zahlreiche Vesikel; zwischen den Podocyten in einer Spalte Cilienquerschnitt (Bildmitte); an den beiden Bildseiten Basalmembranen der Kapillaren, bedeckt mit Pedicellen.

b) Podocyte; der Zelleib ist zu erkennen mit einem durchschnürt erscheinenden Kern und einer Cilie mit Basalkörper. Die Ausläufer der Podocyte sind längs- und querschnitt, die Pedicellen sitzen einer Basalmembran auf. In den Spalten zwischen den Podocyten erkennt man Cilienanschnitte.

Abb. 20 Übersicht über die Podocyten auf den Glomeruluskapillaren. Die Kapillaren sind stark kollabiert. Auf den Basalmembranen der Kapillaren sieht man Pedicellen. Zelleiber und Ausläufer bilden ein dichtes Gewebe, zwischen dem ein System relativ enger Spalten freibleibt. In diesen Spalten vielfach Cilienanschnitte.

- Abb. 21 Querschnitt durch Glomeruluskapillaren.
Podocytenleiber, Ausläufer, Pedicellen auf der Basalmembran. Die Kapillaren sind angefüllt mit Blutzellen.
- Abb. 22 Blutzellen in einer Glomeruluskapillare.
In der Blutzelle erkennt man Vesikel, Mitochondrien, und Einschlusskörper. Die Kapillarwand, die von einer sehr dünnen Basalmembran dargestellt wird, ist dort, wo keine Blutzellen liegen, kollabiert. Die Pedicellen liegen außen der Basalmembran an.
- Abb. 23 a) Blutzellen nach Phagocytose von Horse-Radish-Peroxidase. Peroxidase enthaltende Vakuolen.
- Abb. 23 b) Blutzelle nach Phagocytose von Ferritin. Ferritinpartikel finden sich in großen Phagocytosevakuolen.
- Abb. 24 Kristalline Partikel (Viren ?) in einer Blutzelle.
- Abb. 25 Tangential geschnittene Basalmembran. Die Fibrillen bilden ein engmaschiges Netzwerk. Lanthankontrastierung.
- Abb. 26 Seitliche Verzahnungen zwischen den Podocyten.
- Abb. 27 Pino-/Exocytosevesikel sowie Desmosomen im Zelleib der Podocyten.
- Abb. 28 ER, Golgiapparat, Phagosomen bzw. Autolysosomen in den Podocyten. Nicht selten liegen solche als Phagosomen deutbaren multilamellären Körper in unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns.

- Abb. 29 Endoplasmatisches Reticulum in den Podocyten.
Ein stark entwickeltes ER liegt meistens in unmittelbarer Nähe des Kerns.
- Abb. 30 a) Tubulifilamentsystem der Podocyten.
Vom Kernbereich ziehen Mikrotubuli und Mikrofilamente in die Ausläufer und Pedicellen.
b) Einige Ausläufer zeigen keine Pedicellenbildung, jedoch auch Filamentbündel. Vermutlich gehören sie den zwischen die Podocyten eingetretenen Cölomocyten an.
- Abb. 31 Podocytenausläufer mit dicken Filamentbündeln und Mikrotubuli. Diese Ausläufer erinnern an Muskelausläufer, die Fibrillen zeigen aber nicht die typische Anordnung.
- Abb. 32 Von Mikrotubuli und Filamenten eingeschnürter Kern der Podocyten von Glossobalanus. Die Verbindung zwischen Kern und Cilie ist sichtbar.
- Abb. 33 Kern einer Podocyte von Glossobalanus, der durch das Tubulifilamentsystem auseinandergezogen erscheint. Mehrere Ansatzstellen der Mikrotubuli und Mikrofilamente am Kern.
- Abb. 34 Mikrotubuli, die den Kern "einschnüren" (Glossobalanus)
- Abb. 35 Längsschnitt durch eine Podocytencilie, die in einer Vertiefung der Zelloberfläche liegt. Ein Golgiapparat liegt zwischen Cilie und Kern.
- Abb. 36 Quergestreifte Cilienwurzel einer Podocytencilie. Im Basalkörper sind die äußeren Mikrotubuli sichtbar.

Abb. 37 Pedicellen auf der Basalmembran. Die desmosomenartige Struktur der Diaphragmen (Pfeil) ist erkennbar. (Diaphragmenfeinstruktur durch Kontrastierung mit La^{3+} dargestellt.)

Abb. 37 a) Tangentialschnitt durch Pedicellen im Bereich ihrer Diaphragmen (D). Der Pfeil weist auf eine gerissene Diaphragmenstruktur hin. (La^{3+} Inkubation)

Abb. 38 - 41 Glomerulus von Balanoglossus, dem PVP-stabilisiertes Goldsol ins Blut injiziert wurde. Abb. 38-40 unkontrastierte Schnitte. Abb.41 vergleichsweise ein Schnitt, der mit Uranylacetat 20 Min. nachkontrastiert wurde. Das Goldkolloid ist in Form schwarzer Partikel in den Zellen zu erkennen. In den Interzellularräumen liegt kein Goldsol.

Abb. 38 Goldsol in der Basalmembran, in den Pedicellen, einige Partikel im Zelleib.

Abb. 39 Goldsol im Zelleib und in den Ausläufern. In einzelnen Ausläufern mehr Partikel als in den benachbarten.

Abb. 40 Goldpartikel im Zelleib und in den Kernen, jedoch kein Goldsol in den Interzellularen.

Abb. 41 Goldpartikel in den Blutzellen, in der Basalmembran, zwischen Basalmembran und Diaphragmen, in den Pedicellen und Podocytenausläufern.

Abb. 42 Freie Cölomocyte aus der Umgebung des Glomerulus.

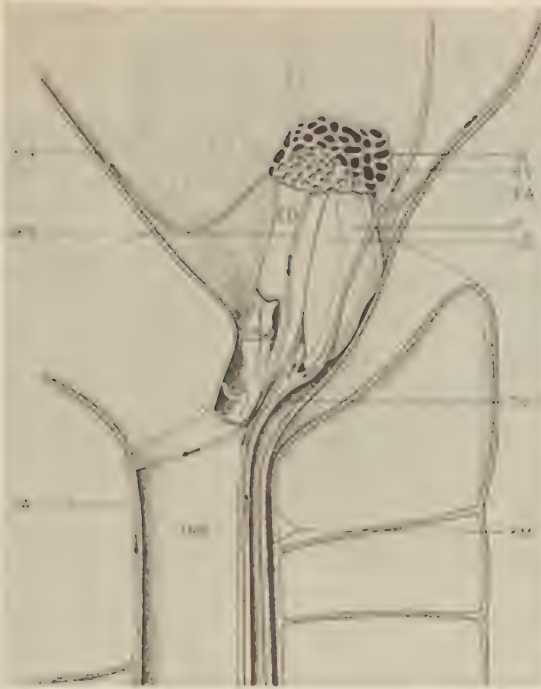


Abb. 1

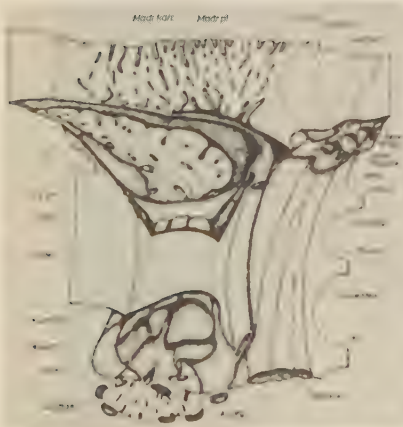


Abb. 3 a



Abb. 3 b

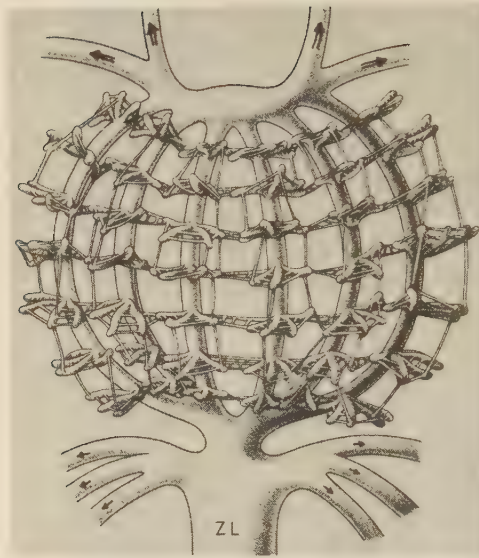


Abb. 2 a

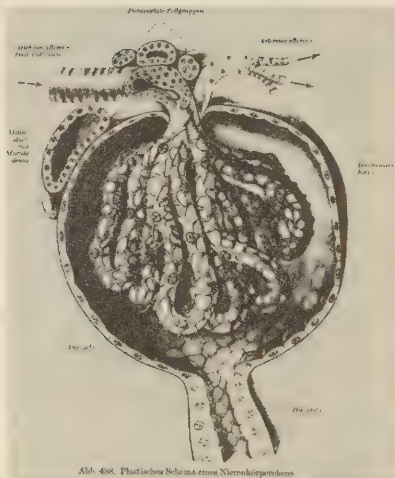


Abb. 2 b

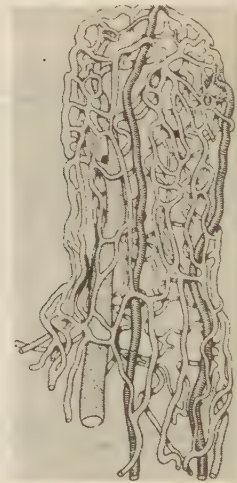


Abb. 421
Gefäßsystem einer Zotte aus dem Jejunum des Menschen. Arterien schraffiert, Venen punktiert, Kapillaren hell (Vergrößerung etwa 200fach). Aus SPANNER, R.: Gegenbaurs Morph. Jb. 69 (1932)

Abb. 2 c



Abb. 4

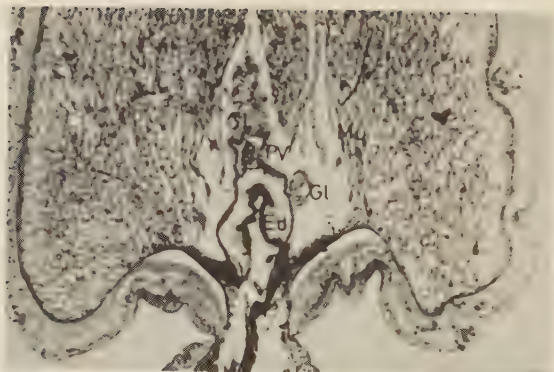


Abb 5
(29,5 x)



Abb. 6 (130 x)



Abb 7 (400x)



Abb 8 (400x)

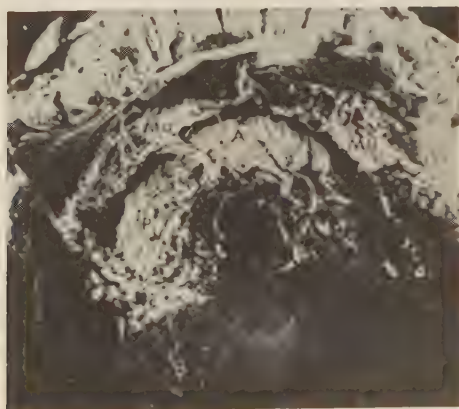


Abb. 9 (100x)

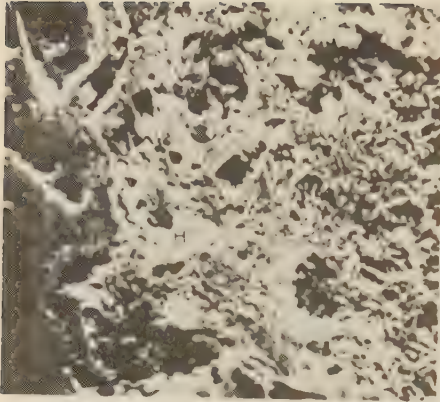


Abb. 10 (1000 ×)

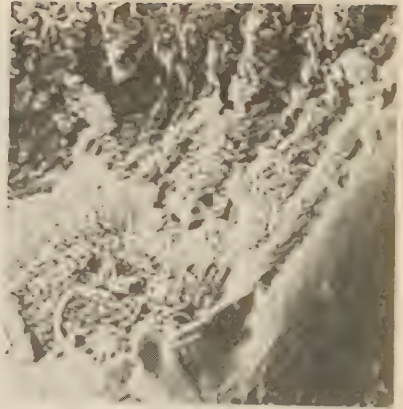


Abb. 11 (600 ×)



Abb. 12 (1000 ×)

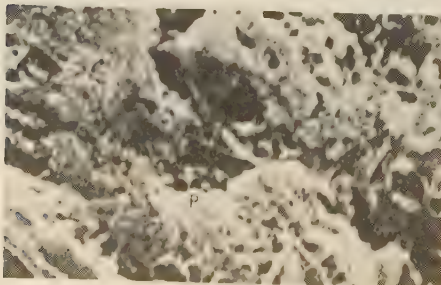


Abb. 13 (2000 ×)

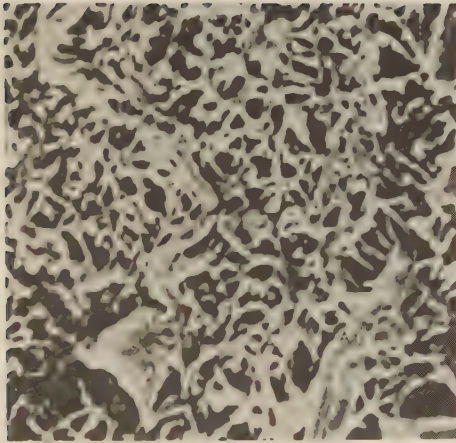


Abb 14 (10 000 x)

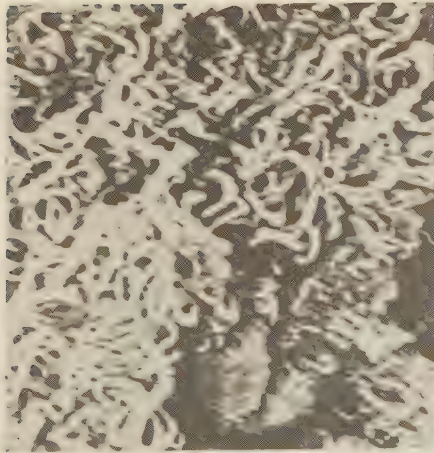


Abb 15 (10 000 x)



Abb.16 (6 000×)

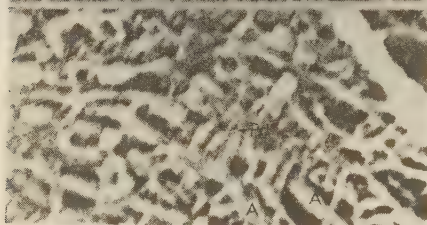


Abb.16 a (20 000×)



Abb.17 (6000×)

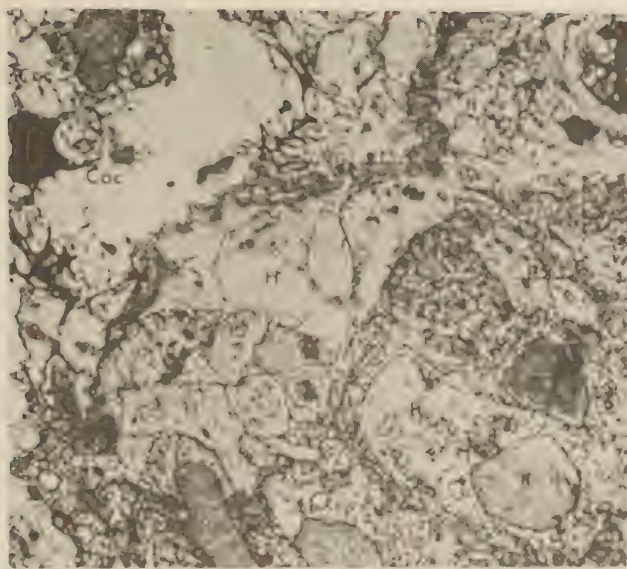


Abb. 18a

— 5 —

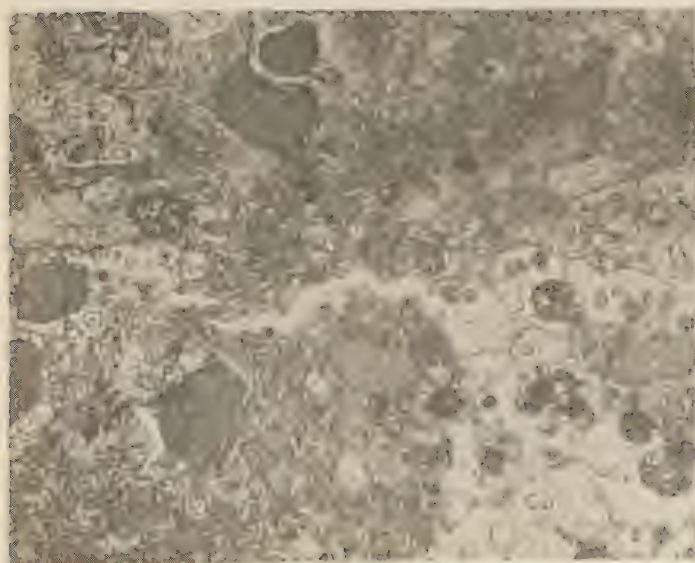


Abb. 18b

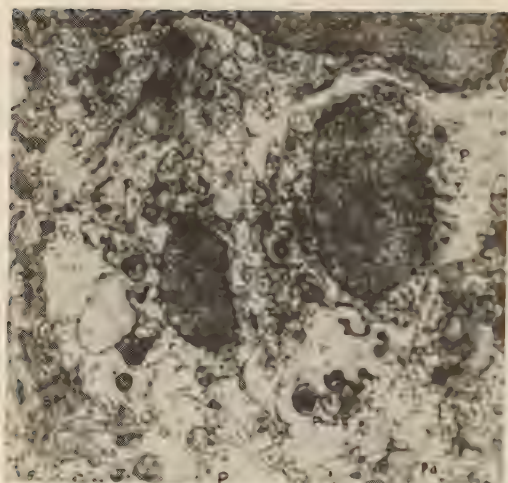


Abb 19 a



Abb 19 b





Abb 20

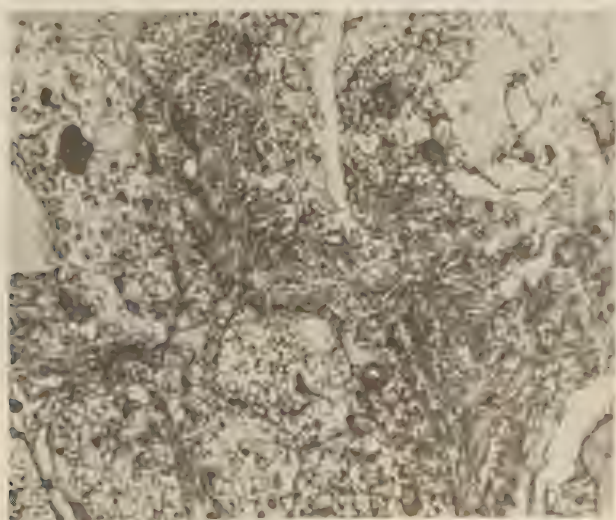


Abb 21

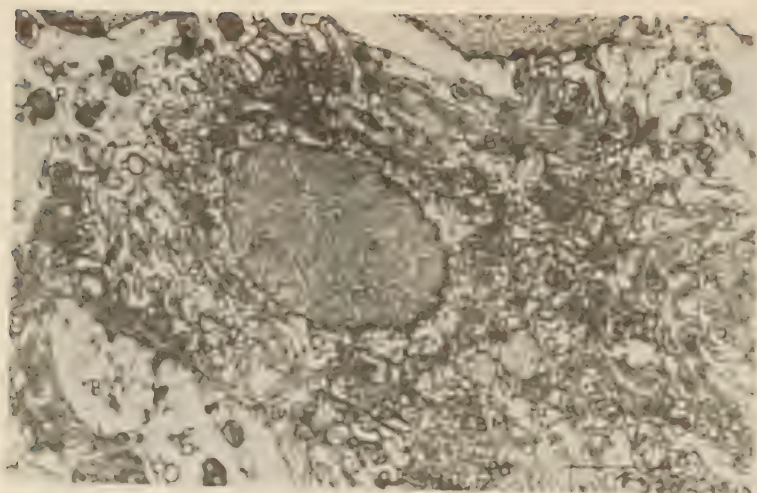


Abb 22

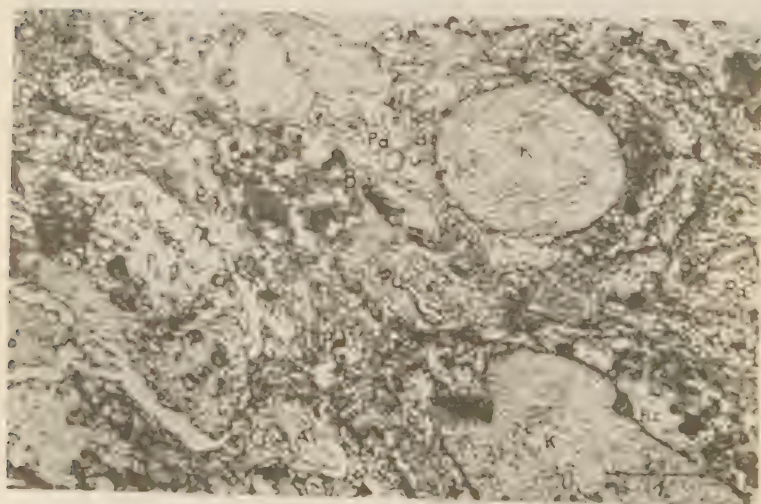


Abb 23 a

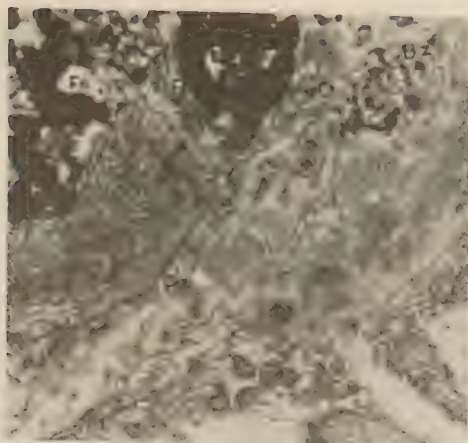


Abb. 23

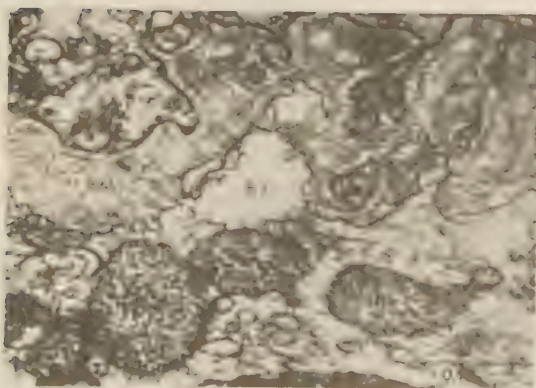


Abb. 24

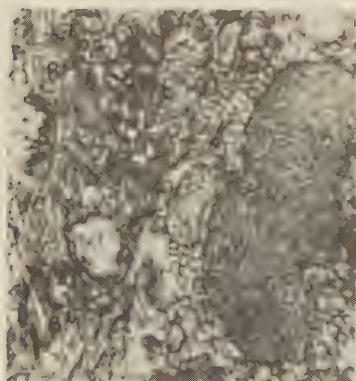


Abb. 24

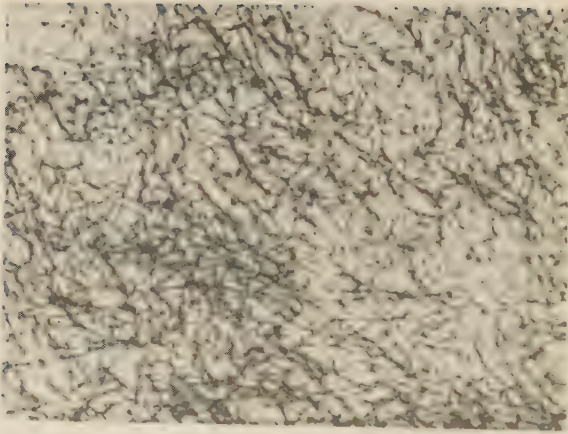


Abb 25

0.2

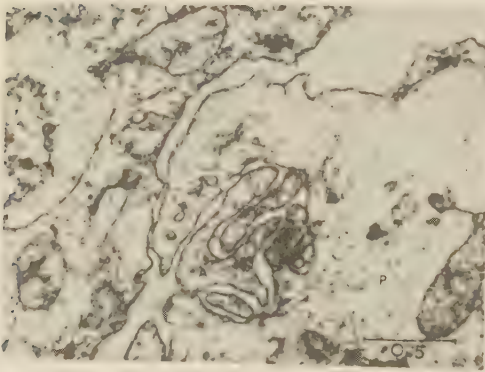


Abb 26

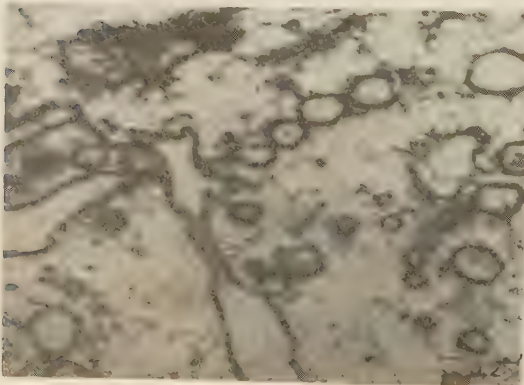


Abb. 27

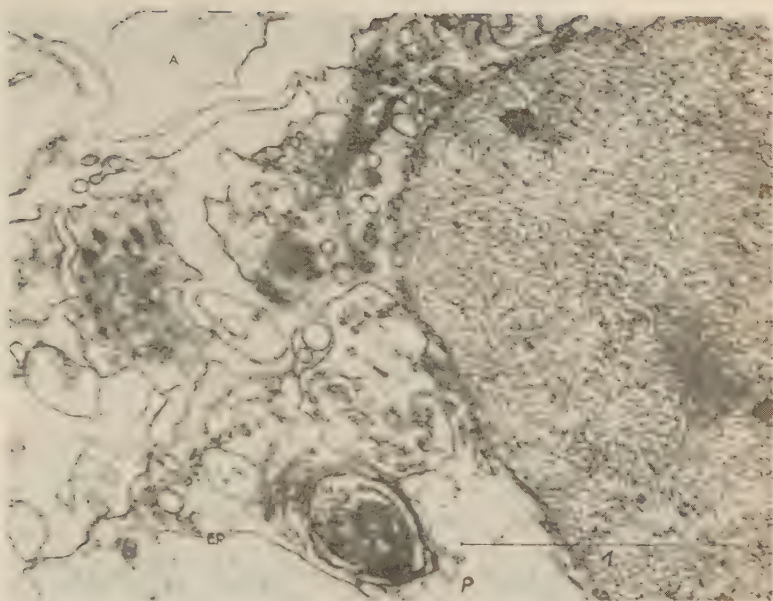


Abb. 28

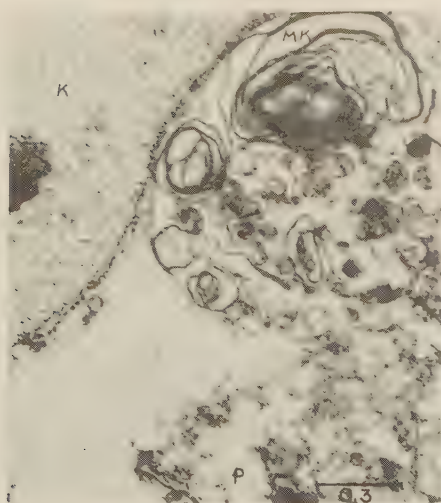


Abb. 28 a

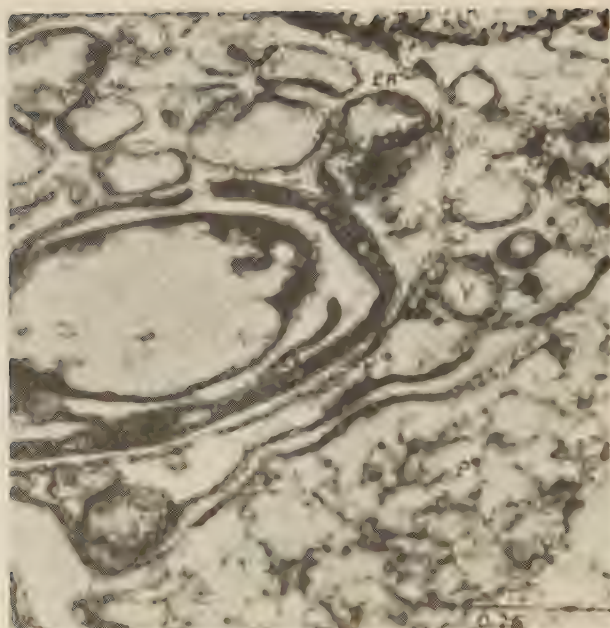


Abb. 29



Abb. 30 a

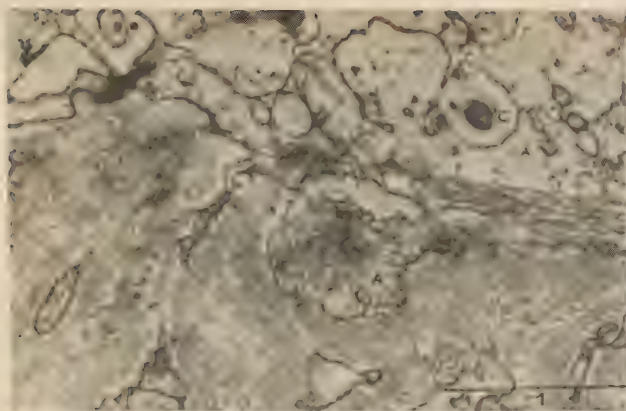


Abb 30 b

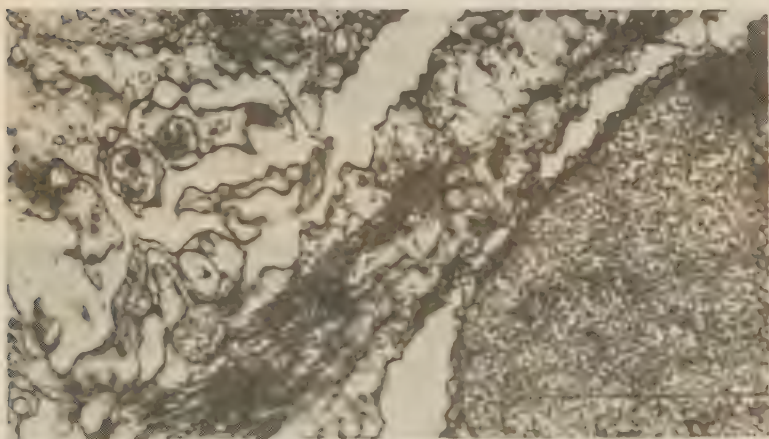


Abb 31



Abb 32

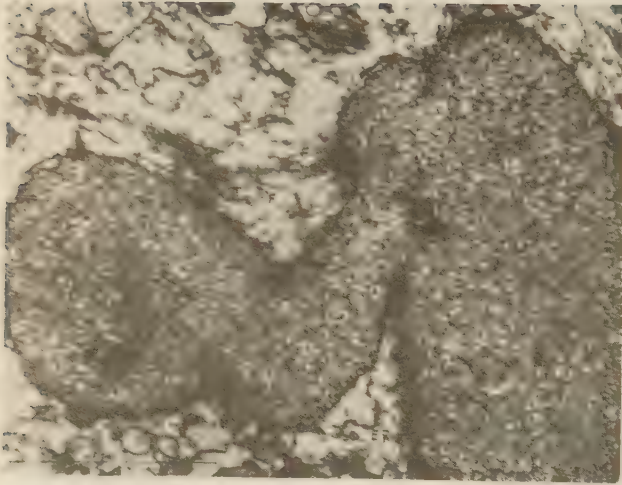


Abb 33

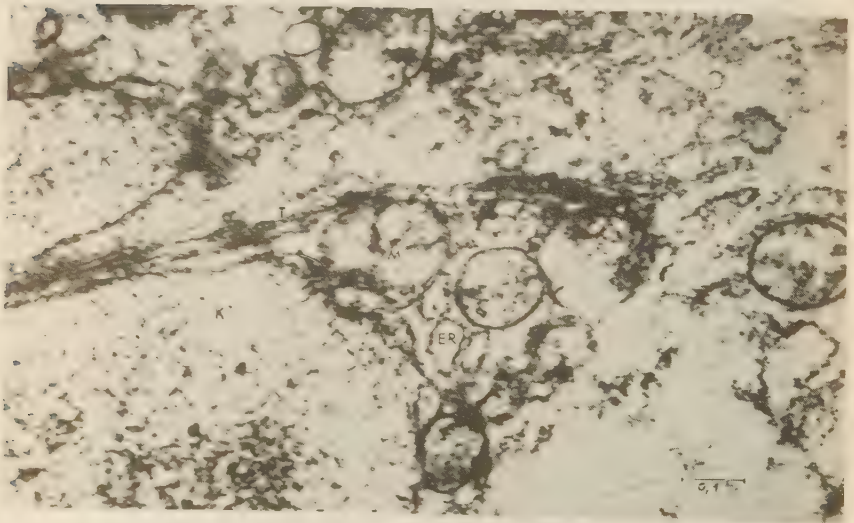


Abb 34

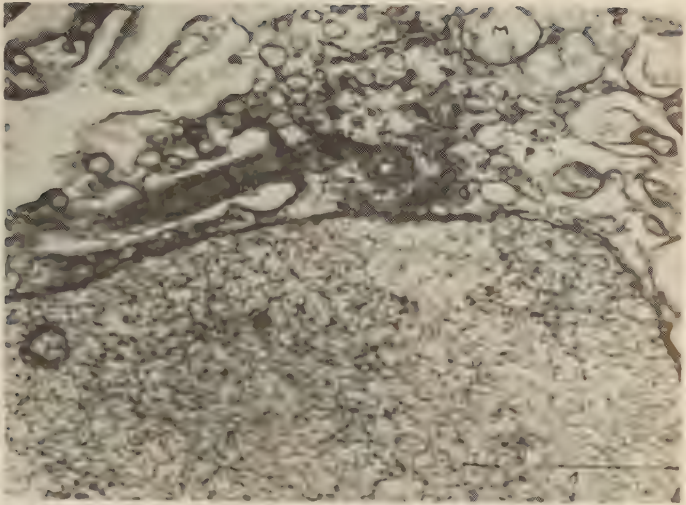


Abb 35

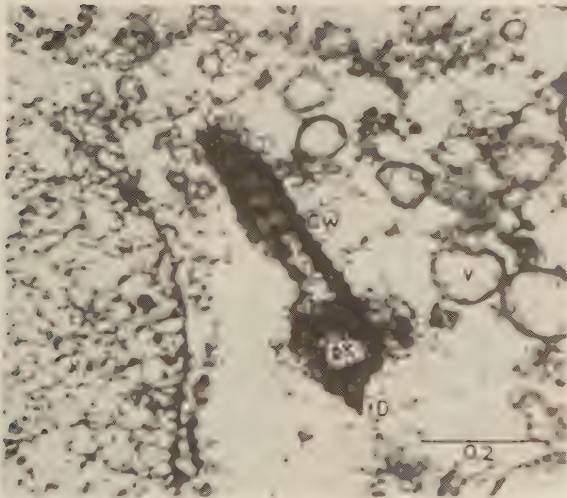


Abb 36

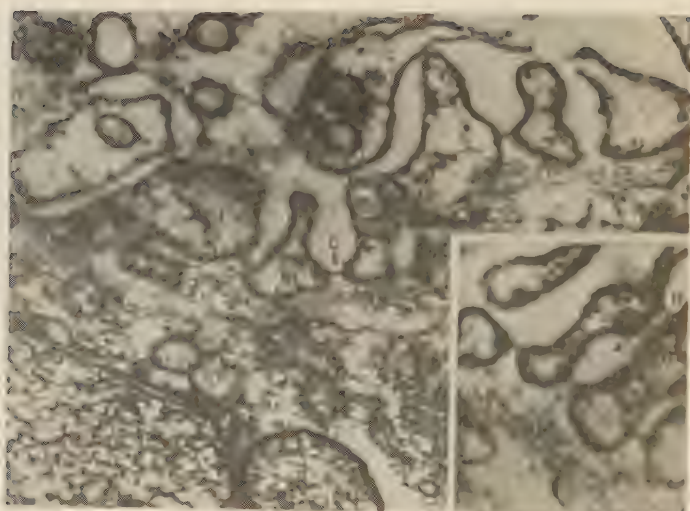


Abb. 37

Abb. 37a

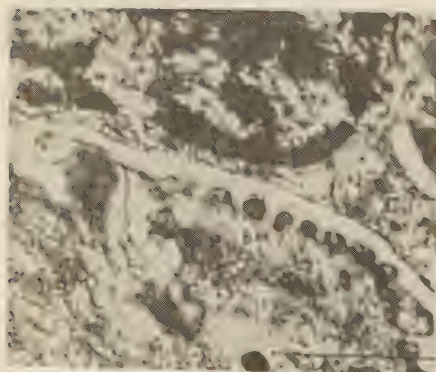


Abb. 38

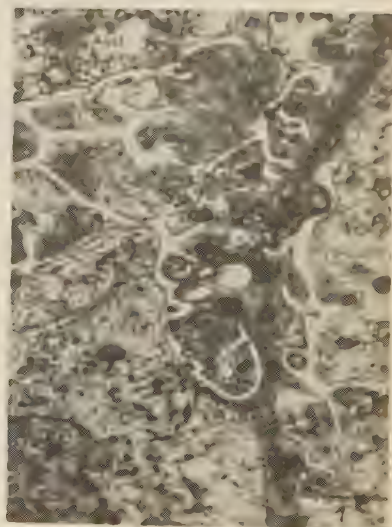


Abb. 39

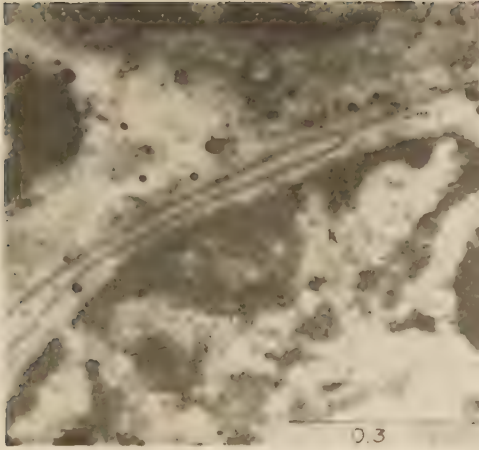


Abb. 40

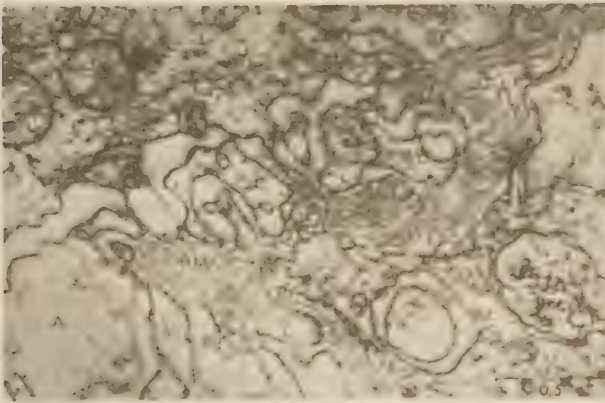


Abb. 41

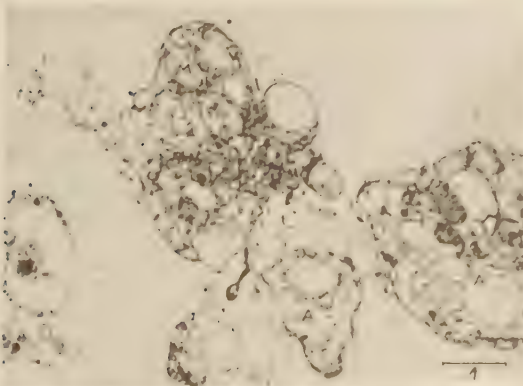


Abb. 42

3. D E R E I C H E L D A R M U N D D A S P E R I K A R - D I A L V E S I K E L

Abb. 43 Querschnitt durch den Eicheldarm von *Balanoglossus clavigerus* (Schema)

Transmissionselektronenmikroskopische Abbildungen

Abb. 44 Eicheldarm quergeschnitten. Eicheldarmlumen und die dem Eicheldarmlumen zugewandte organellreiche Zellschicht mit Mikrovillisaum.

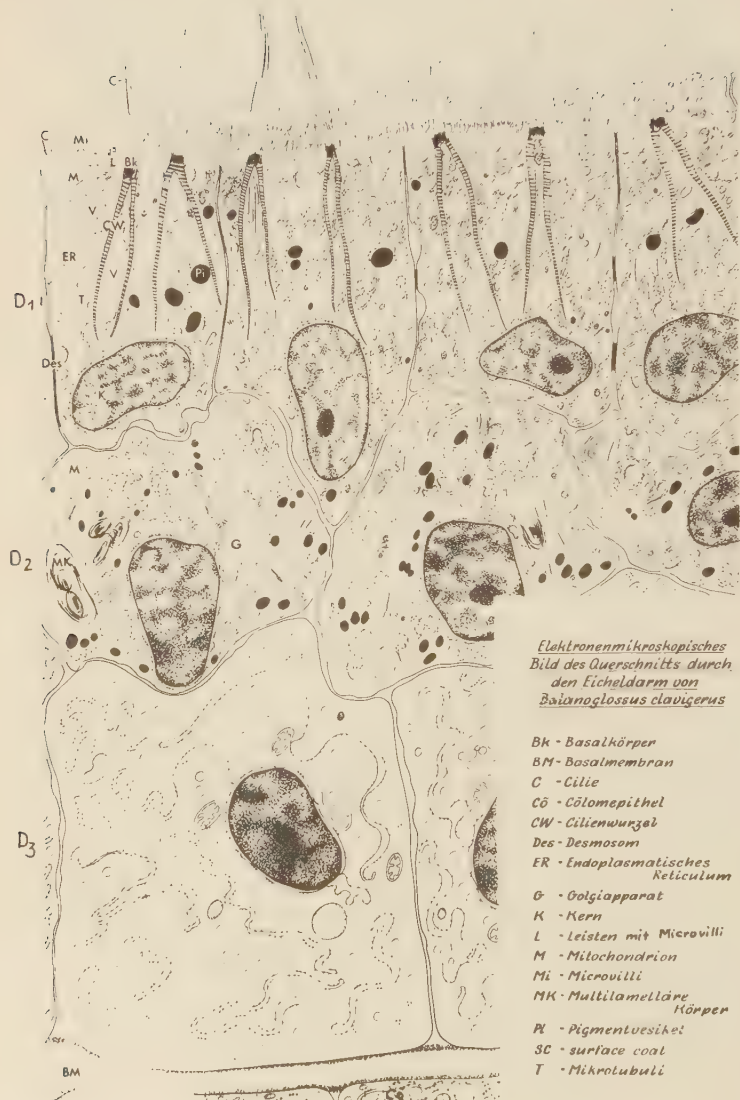
Abb. 45 Eicheldarm quergeschnitten. Mittlere, organellreiche Zellen (D_2).

Abb. 46 a) Eicheldarm quergeschnitten. Organellarme, nyaline Zellen liegen der Basalmembran an (chordoides Gewebe).
b) Eicheldarm längsgeschnitten. Die basalen Zellen (D_3) sind quergeschnitten. Auffällig ist die Organellarmut dieser Zellen und ihr hyalin erscheinendes Cytoplasma. In der Bildmitte liegen Anschnitte der organellreichen Zellen der mittleren Zone (D_2).

Abb. 47 Mikrovillisaum der eicheldarmlumenbegrenzenden Zellen, schräg angeschnitten. Quergeschnittene Leisten und Mikrovilli sind in der oberen Bildhälfte erkennbar. Bei einigen Mikrovilli erscheint der Durchmesser vergrößert.

Abb. 48 Apikale Region der lumenbegrenzenden Zellen. Vesikelreichtum der Zellen, auf Leisten stehende Mikrovilli, feinfibrillärer surface - coat zwischen den Mikrovilli (sichtbar durch La^{3+} Kontrastierung)

- Abb. 49 Querschnitt durch die Region, wo lumenzugewandte (D_1), mittlere (D_2) und äußere Zellen (D_3) zusammentreffen. Unterschiede in der Dichte des Grundcytoplasmas als auch in der Häufung der Organellen sind sichtbar.
- Abb. 50 Golgiapparat aus den mittleren Zellen (D_2). Infolge der Schrumpfung beim Entwässern werden Strukturen der Cisternen sichtbar, die sogenannten Stützp Partikeln ähneln (vgl. FRANKÉ et al. 1972).
- Abb. 51 Muskelausläufer der Epithelmuskelzellen des Perikardialvesikels. Desmosomen in der Kontaktzone.
- Abb. 52 Querschnitte durch Muskelausläufer. Fibrillenanzordnung erkennbar.



Elektronenmikroskopisches
Bild des Querschnitts durch
den Eicheldarm von
Balaenoglossus clavigerus

- Bk - Basalkörper
- BM - Basalmembran
- C - Cilie
- Cö - Cölomepithel
- CW - Cilienwurzel
- Des - Desmosom
- ER - Endoplasmatisches
Reticulum
- G - Golgiapparat
- K - Kern
- L - Leisten mit Microvilli
- M - Mitochondrion
- Mi - Microvilli
- MK - Multilamelläre
Körper
- Pl - Pigmentvesikel
- SC - surface coat
- T - Mikrotubuli

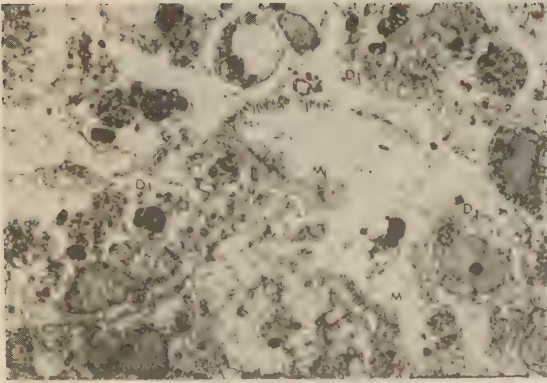


Abb. 44

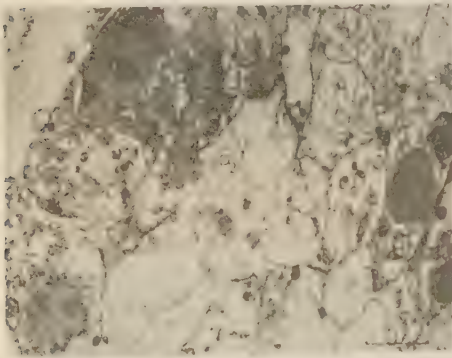


Abb. 45

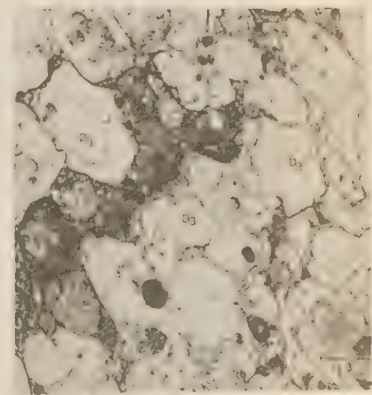
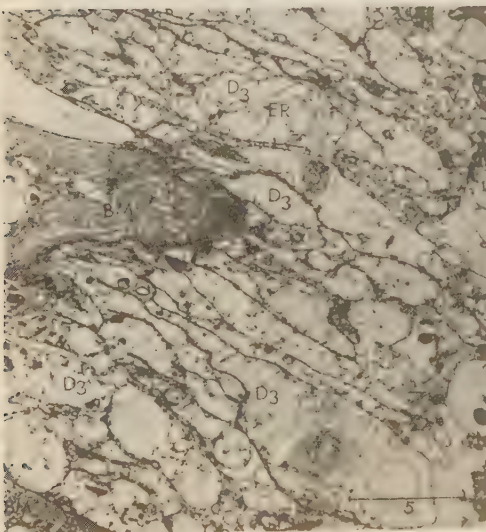


Abb. 46 b

Abb. 46 a

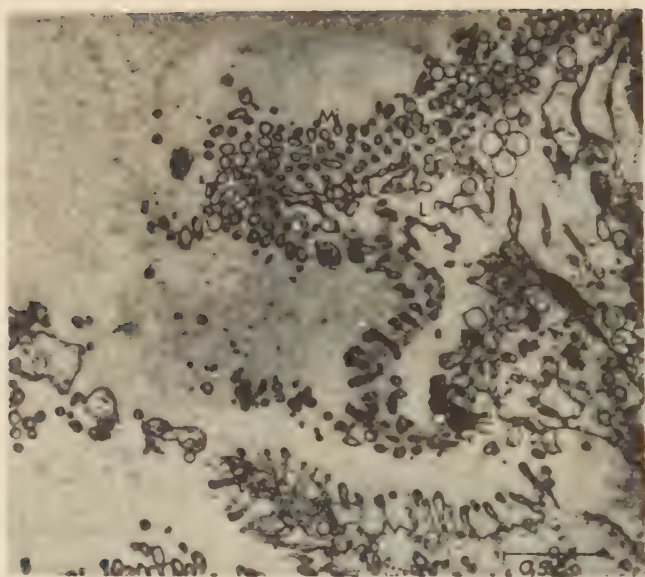


Abb 47

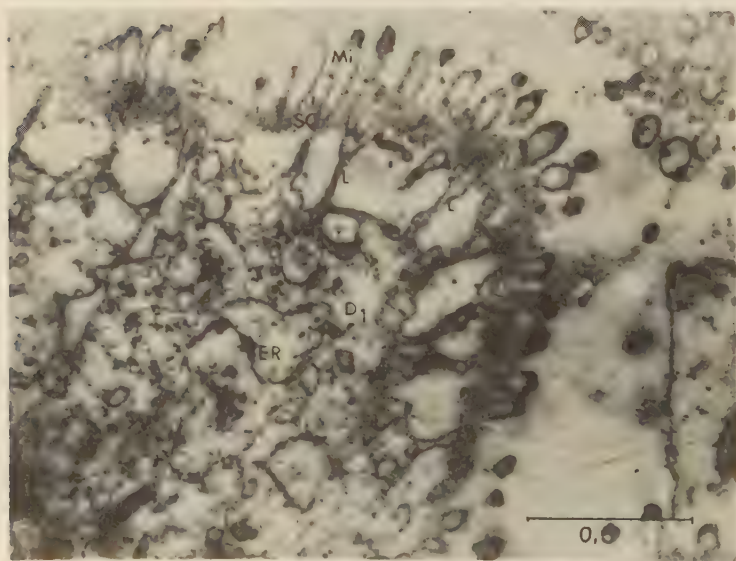


Abb 48

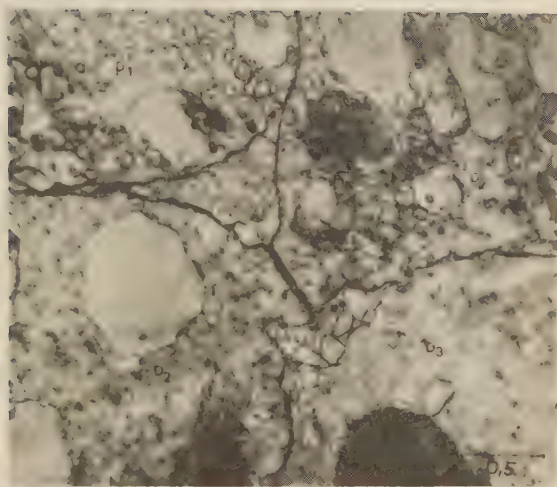


Abb 49

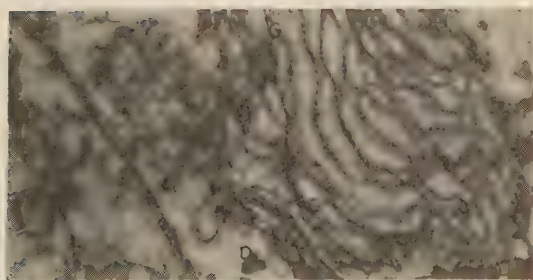


Abb. 50

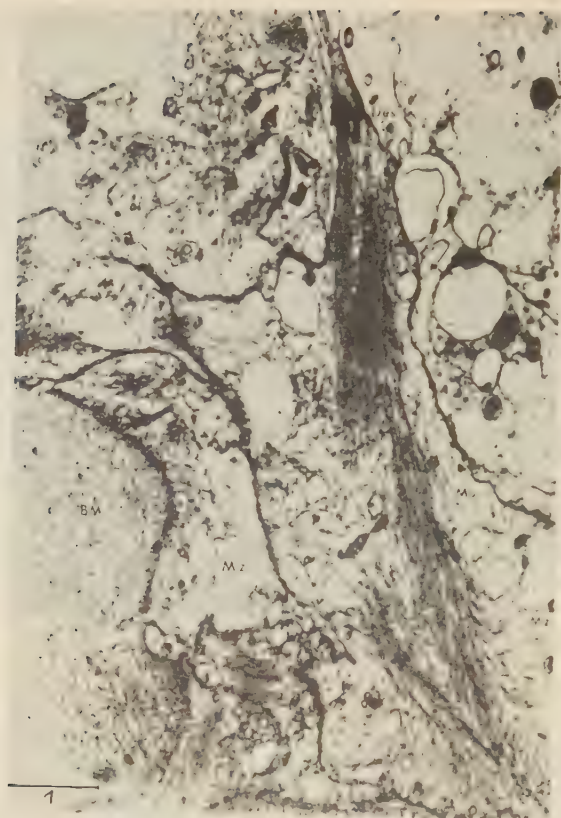


Abb 51

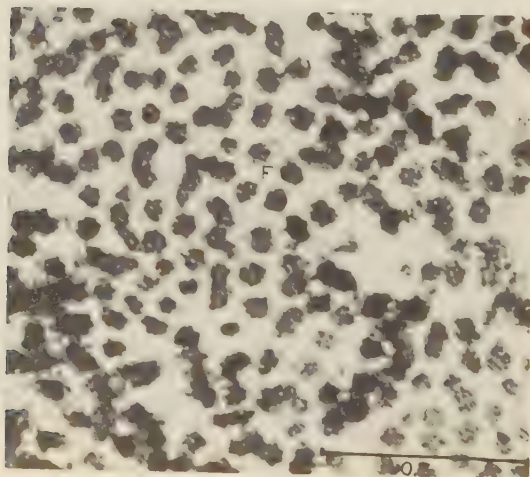


Abb. 52

4. DIE EICHEL CÖLOMEPI THELIEN

- Abb. 53 Querschnitt durch die hintere Region der Eichelorgane. Zentrallakune kollabiert; im Eicheldarmlumen surface-coat sichtbar; ventral Eichelskelett und ventrolateral Eicheltaschen.
- Abb. 54 Querschnitt durch die Eicheltasche. Das lockere "chondroide" Gewebe und die Basalmembranen sind sichtbar.
- Abb. 55 Querschnitt durch die Eicheltasche und den vorderen Teil der Eichelpforte.
- Abb. 56 Querschnitt durch den caudalen Teil der Eichel. Man erkennt Spalten im "chondroiden Gewebe" und die hintere Eichelpforte. Hinteres Stück der Eicheltaschen, im Eicheldarmlumen surface-coat.
- Abb. 57 Querschnitt durch die hintere Region der Eichelpforte. Cilientragendes Epithel, die dorsale Wand zottig aufgeworfen.
- Abb. 58 Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Eichelwand. Ausläufer der Muskelzellen.
- Abb. 59 - 64 Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen
- Abb. 59 Schnitt durch die caudale Eichelregion. Spalten und Kanäle zwischen den Cölothelien.
- Abb. 60 Eichelcölothel. Apolare Cölothelzellen, Basalmembran, Zellausläufer zwischen Basalmembranfibrillen.
- Abb 61 Stark zerklüftete Zelloberfläche des die Cölomspalten begrenzenden Epithels.

- Abb. 62 Basalmembranlagen in cölothelarmen Cölomregionen. Einzelne Cölothelzellen bilden lange, der Basalmembran anliegende Ausläufer.
- Abb. 63 Basales Labyrinth der polaren Cölothelzellen, quergeschnitten. Vesikel, auch multivesikuläre Körper sind häufig. Viele Zellausläufer enthalten Fibrillen.
- Abb. 64 Zellen mit dunklen Granula, die den von BARGMANN & BEHRENS (1963) und HEHN (1970) als Neurosekret gedeuteten Granulae ähneln.

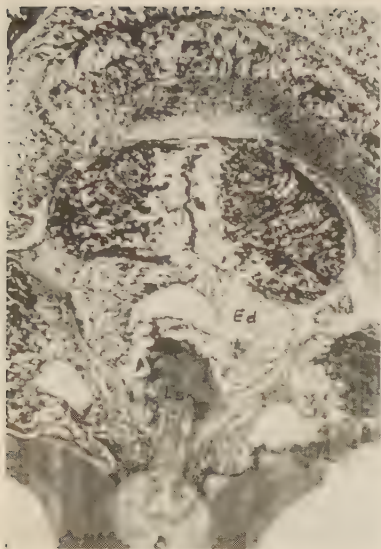


Abb 53 (160x)

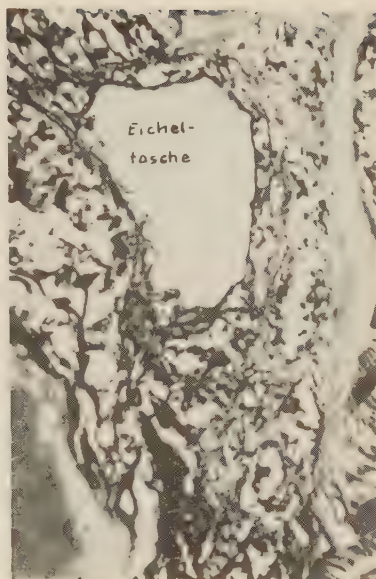


Abb 54 (400)

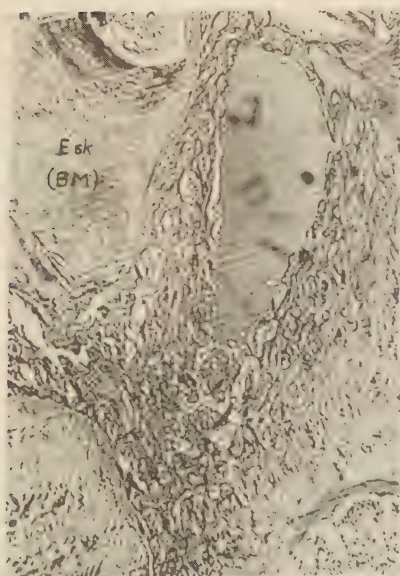


Abb 55 (400x)



Abb 56 (160 x)



Abb 57 (400)

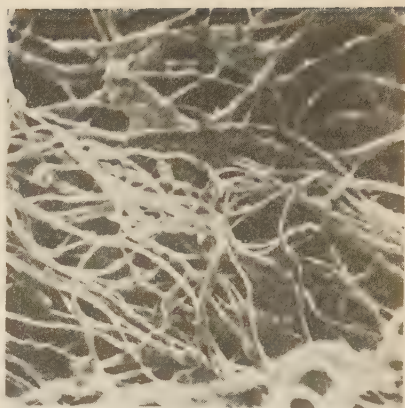


Abb 58 (1400 x)

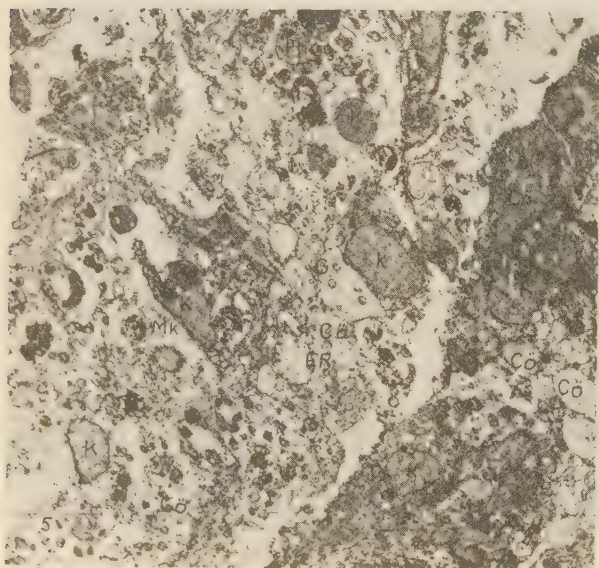


Abb 59

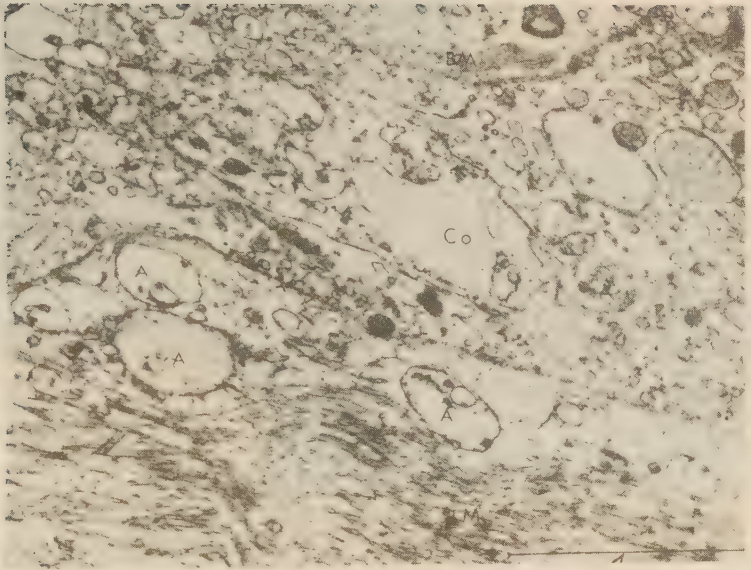


Abb. 60

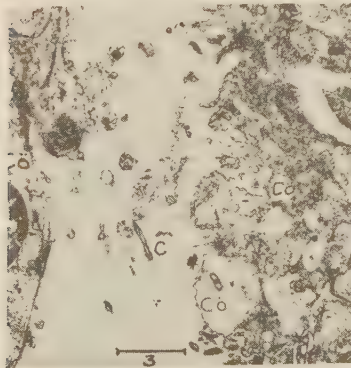


Abb. 61

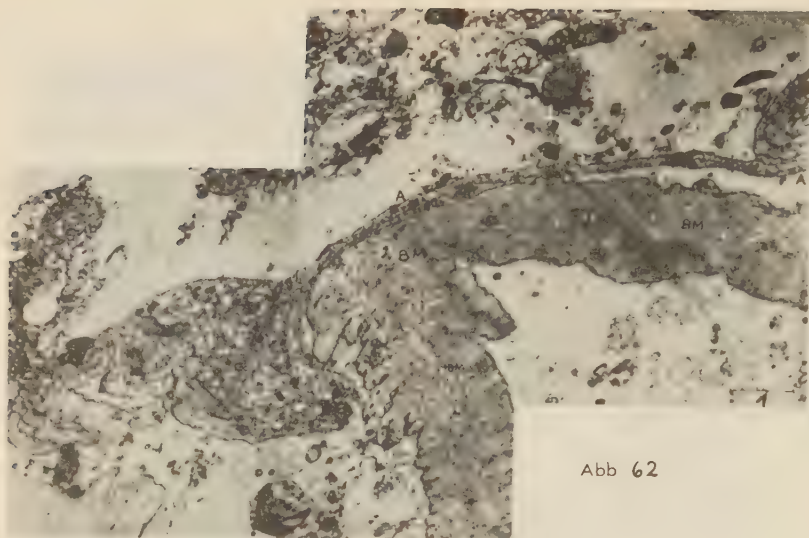


Abb 62

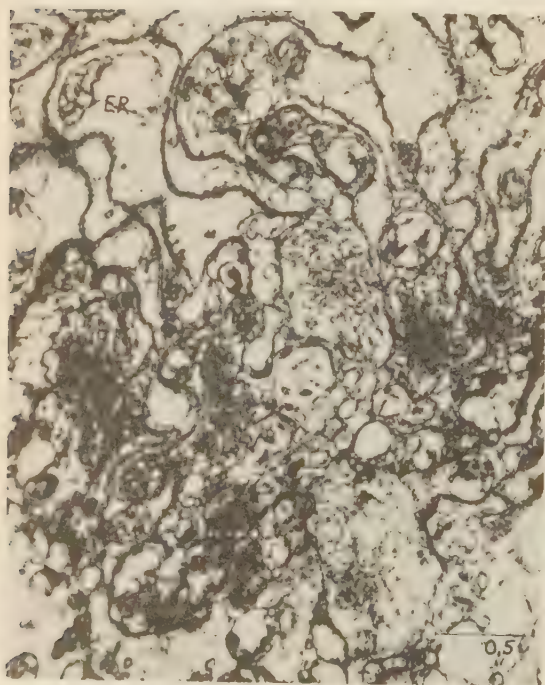


Abb 63

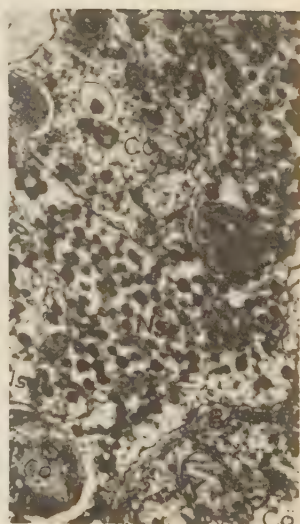


Abb 64

5. TABELLE UND KURVEN ZUR VOLUMEN-REGULATION

Tabelle

Gruppe A Tiere in Meerwasser mit der Osmolarität 990mOsmol
mit Glomerulus ohne Glomerulus

g I %	g II %	g III %	g I %	g II %	g III %	Std.
4,67 100	6,30 100	1,08 100	1,08 100	1521 100	3,36 100	0
4,62 99	6,21 99	1,09 101	1,00 93	1352 89	3,33 99	1
4,02 86	6,20 98	1,00 93	0,98 91	1310 86	2,09 62	2
4,01 86	6,09 97	1,01 94	1,00 93	1301 86	1,87 50	3
4,01 86	6,03 96	1,00 93	0,71 66	1230 85	1,62 48	4
4,01 86	6,02 96	1,00 93	0,62 57	1205 81	1,50 42	5
4,00 86	6,02 96	0,95 92	+	1203 79	1,47 41	6
3,99 85	6,02 96	0,99 93	+	1197 79	1,46 43	7

Die Werte gelten jeweils für ein Tier

Gruppe B Tiere in Meerwasser mit der Osmolarität 830mOsmol
mit Glomerulus ohne Glomerulus

I	II	III	I	II	III	Std.
g %	g %	g %	g %	g %	g %	
1,08 100	3,91 100	2,30 100	1,69 100	3,12 100	2,09 100	0
1,03 97	3,92 100	2,28 99	1,68 99	3,09 95	2,04 98	1
1,06 98	3,91 100	2,27 99	1,69 100	3,01 96	2,03 97	2
1,06 98	3,91 100	2,28 99	1,68 99	2,99 96	1,93 95	3
1,05 97	3,91 100	2,28 99	1,65 96	2,96 95	1,86 89	4
1,06 97	3,89 99	2,27 99	1,64 97	2,95 95	1,79 86	5
1,05 97	3,90 100	2,26 98	1,64 97	2,87 92	1,50 55	6
1,04 96	3,90 100	2,26 98	1,63 96	2,81 90	+	7

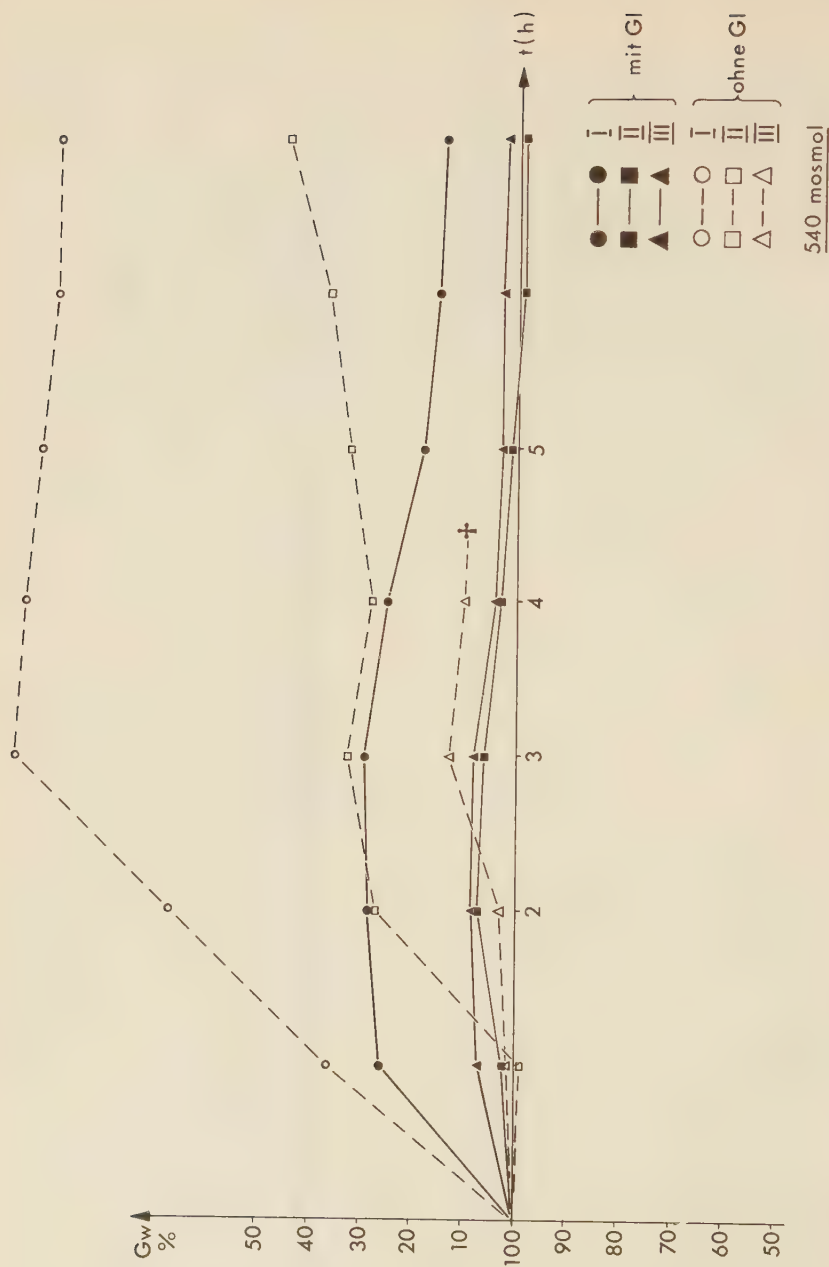
Gruppe C Tiere in Meerwasser mit der Osmolarität 540mOsmol
mit Glomerulus ohne Glomerulus

I	II	III	I	II	III	Std.
g %	g %	g %	g %	g %	g %	
6,13 100	5,01 100	4,11 100	3,01 100	1,09 100	2,91 100	0
7,73 126	5,11 102	4,38 107	4,03 136	1,08 99	2,97 102	1
7,85 128	5,36 107	4,42 108	5,02 167	1,38 127	3,00 103	2
7,90 129	5,33 106	4,42 108	5,94 197	1,49 137	3,29 113	3
7,66 125	5,17 103	4,28 104	5,88 195	1,40 128	3,21 110	4
7,24 118	5,04 101	4,25 103	5,79 192	1,44 132	+	5
7,05 115	4,98 99	4,25 103	5,70 189	1,48 136	+	6
7,01 114	4,94 99	4,20 102	5,68 189	1,57 144	+	7

Aus den Prozentwerten wurde das arithmetische Mittel gebildet.
Die Werte für die Tiere kurz vor dem Tode wurden weggelassen.

Gruppe A		Gruppe B		Gruppe C		Std.
mit Glomerulus	ohne Glomerulus	mit Glomerulus	ohne Glomerulus	mit Glomerulus	ohne Glomerulus	
100	100	100	100	100	100	0
99,67	93,67	98,75	98,67	111,67	112,33	1
92,33	79,67	99,00	97,67	114,33	132,33	2
92,33	78,33	99,00	96,67	114,33	148,67	3
91,67	66,33	98,67	96,50	110,67	161,50	4
91,52	61,00	98,50	96,00	107,33	162,00	5
91,19	61,50	98,25	94,50	105,67	162,00	6
91,19	61,00	97,91	93,00	104,87	166,35	7





Lebenslauf

Ich wurde am 27.1.1944 in Waldenburg (Polen) geboren.
Mein Vater Bodo Wilke war Diplomkaufmann, meine Mutter
Ottilie Wilke, geb. Korus, Sekretärin.

Seit 1946 wohne ich in Berlin. Von 1950 bis 1955 besuchte
ich die Grundschule in Berlin-Frohnau, von 1955-1963 das
neusprachliche Gymnasium "Salvator-Schule" in Berlin-Waid-
mannslust, wo ich 1963 das Abitur machte.

Seit dem Sommersemester 1963 studierte ich Biologie und Che-
mie an der Freien Universität Berlin. Im Sommersemester 1970
legte ich das Staatsexamen für das Lehramt an Gymnasien in
Biologie und Chemie ab.

Seit Juli 1970 bis Dezember 1972 war ich als Teilzeitassisten-
tin, seit Januar 1973 bin ich als wissenschaftliche Assisten-
tin am Institut für Allgemeine Zoologie und Experimentelle
Zoologie des Fachbereich 23 (Biologie) der Freien Universi-
tät beschäftigt.

